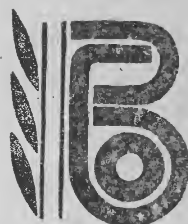
ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 74

3

МАРТ



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. М. Бобылева* и *В. В. Крайнева*

Сдано в набор 7.12.88. Подписано к печати 21.03.89. М-34076. Формат бумаги $70 \times 100^1/_{16}$. Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.95. Усл. кр.-отт. 15.24. Уч.-изд. л. 18.50. Тираж 2450. Тип. зак. 1083. Цена 1 р. 90 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука». Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 576.312.37 : 582.5/.9

В. Ф. Войтенко

ГЕТЕРОКАРПИЯ (ГЕТЕРОДИАСПОРИЯ) У ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ: АНАЛИЗ ПОНЯТИЯ, КЛАССИФИКАЦИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ[1]

V. F. VOYTENKO. HETEROCARPY (HETERODIASPORY) IN ANGIOSPERMS: CONCEPT ANALYSIS, CLASSIFICATION AND TERMINOLOGY

Дан критический анализ понятия «гетерокарпия». Мотивируется необходимость, с одной стороны, ограничить его применение к неоднородности диаспор, которая выявляется достаточно резко по структурным признакам и проявляется в пределах особи, с другой стороны, распространить на неоднородность генеративных диаспор разной морфологической природы (целых плодов, их частей, семян, соплодий). Определяется место гетерокарпической неоднородности диаспор среди других ее форм (в агрономической практике чаще именуемых как «разнокачественность семян»). Предлагается графически выраженный вариант классификации гетерокарпии (гетеродиаспории). Она носит иерархический характер и отражает существенные морфологические и экологические особенности классифицируемых форм гетерокарпии. Ревизуются некоторые старые понятия и термины, а также вводится ряд новых для обозначения частных случаев гетероморфности (подтипов, классов, групп). Обобщаются данные по изученности гетерокарпии у растений, форм ее проявления в отдельных семействах покрытосеменных и уточняется их место в предложенной классификации.

На гетерокарпию (разноплодие) у растений ботаники обратили внимание давно. Характерная черта некоторых видов формировать на особи ди- или полиморфные плоды нашла отражение в описаниях растений Линнея, А. Декандоля, Брауна, Дарвина, Кернера, Энглера и др. Понятие и сам термин «гетерокарпия» были введены в широкий научный обиход немецким исследователем E. Huth (1890). Второй половиной прошлого—началом нашего века датируются первые специальные и компилятивные работы по проблеме (Clos, 1857; Kuhn, 1867; Lange, 1867; Scharlock, 1873; Battandier, 1883; Delpino, 1890, 1894, 1903a, 1903b, 1905; Huth, 1890, 1895; Coincy, 1897; Nicotra, 1898, 1899, 1910; Patane, 1903; Correns, 1906a, 1906b; Crocker, 1906; Ernst, 1906; Tropea, 1907; Béguinot, 1908; Paglia, 1910; Pavolini, 1910; Goebel, 1911; Baar, 1913; Becker, 1913; Grimbach, 1914).

В последние десятилетия интерес к изучению гетерокарпии существенно возрос как со стороны зарубежных, так и отечественных ботаников. Сейчас положение таково, что в отдельные годы появляются до десятка публикаций по этой теме. Выполнен ряд диссертационных работ, посвященных гетерокарпии (Любич, 1949a; Войтенко, 1969a; Марасов, 1977; Venable, 1979; Baker, 1982). К настоящему времени гетерокарпия оформилась как комплексная научная проблема (Левина, 1967; Левина, Войтенко, 1975; Voytenko, 1975; Войтенко, 1981a).

Наряду с продолжающимися традиционными направлениями изучения разработка проблемы стала охватывать все новые аспекты: онтогения гетеро-

[1] В основу статьи положен доклад, прочитанный автором на Всесоюзных научных чтениях памяти Р. Е. Левиной (Ульяновск, январь 1988 г.).

морфных плодов и гетерокарпной особи в целом (Puech, 1968, 1970; Марасов, 1974а, 1974б, 1981; Werker, Many, 1974; Левина, Марасов, 1976; Cheplick, 1983; Hilger, Reese, 1983), генетическая регуляция гетерокарпии как наследственный признак вида (Bachmann, Chambers, 1981; Bachmann, Chambers, Price, 1984; Mauthe et al., 1984a, 1985; Mathez, Xena de Enrech, 1985), экспериментальная экология (Sheldon, Burrows, 1973; Войтенко, 1974а; Venable, Lawlor, 1980; Cheplick, Quinn, 1983), моделирование экологического поведения и репродуктивной стратегии гетерокарпного вида (Zeide, 1978; Левина, 1980; Ellner, Shmida, 1981; Singhal, Sen, 1982; Silvertown, 1984; Plitmann, 1986), описание новых форм гетерокарпии или регистрация ее у новых видов (Пименов, Тихомиров, 1968; Пименов, 1972; Bermejo, Clemente, 1977; Hannan, 1980; Giberti, 1984a; Войтенко, Опарина, 1985; Hartman, Lane, 1987).

Гетерокарпия привлекается для выяснения спорных, нерешенных или малоизученных вопросов систематики растений (Polatschek, 1969; Hilger et al., 1985; Опарина, 1986; Webb, 1986), эволюционной морфологии (Войтенко, 1976; Giberti, 1984b; Войтенко, Опарина, 1987), интродукции и семеноведения (Войтенко, 1970, 1974б, 1986а; Левина, Войтенко, 1977; Войтенко, Левина, 1980).

Цитированные работы убеждают в том, что теоретическое и практическое значение гетерокарпии достаточно общепризнано.

Длительная история изучения гетерокарпии, устойчивый интерес к ней со стороны современных исследователей, казалось, должны были способствовать решению общих вопросов проблемы — о сущности основных понятий, а также терминологических и классификационных. Однако этого пока не произошло и, более того, решение их усугубилось.

Попытаемся очертить сложившуюся ситуацию. Границы самого явления и понятия «гетерокарпия» слишком неопределенны и разнопонимаемы. В настоящее время нет не только общепринятой, но и более или менее распространенной реально действующей классификации гетерокарпии. Не совсем ясны принципы ее построения: какой она должна быть — морфологической, экологической или морфоэкологической. Наконец остаются неразработанными терминологические вопросы, номенклатуры отдельных форм проявления гетерокарпии. Ряд из них, уже описанных, остается без своих наименований или получает неверную номенклатурную трактовку.

В чем причина сложившегося положения? Во-первых, как это ни покажется странным на первый взгляд, в усиленном внимании к гетерокарпии со стороны ботаников, особенно проявившемся в последние годы. В результате накопилось множество фактов, описательного материала, которые не укладываются в привычные уже рамки, в используемые издавна схемы. В данном случае мы имеем дело со своеобразными «издержками роста». Во-вторых, полученные факты и материалы требуют осмысления и обобщения, в том числе и со стороны классификационно-номенклатурной. В то же время сводные и общие работы по гетерокарпии опубликованы давно. Последняя работа обобщающего характера — статья Р. Е. Левиной (1967) «Аспекты изучения гетерокарпии» — появилась более двадцати лет назад. Она подводила итог определенному этапу в изучении гетерокарпии, но в некоторой своей части уже устарела, а от некоторых ошибочных положений в ней автор впоследствии справедливо отказался.

Вкупе все это и определило задачу критического анализа содержания самого понятия «гетерокарпия», поиска конструктивного подхода к классификации этого явления и разработки принципов ее номенклатуры.

Анализ понятия

Существующие в ботанической литературе неопределенность и противоречия в трактовке понятия «гетерокарпия», с одной стороны, объясняются сложностью

явления, ибо оно может проявляться в разных формах и с разной степенью выраженности гетероморфности диаспор. С другой стороны, было принято считать, что и сферы проявления гетерокарпии могут быть разными (Левина, 1967). Проанализируем сущность явления с этих позиций.

Сперва о сферах проявления гетерокарпии. Среди явно ошибочных здесь преобладает группа представлений слишком расширительного понимания гетерокарпии. Они сводятся к нескольким точкам зрения.

1. Гетерокарпия понимается как неоднородность плодов в пределах популяции.

Так, Т. П. Голова (1973), изучавшая гетерокарпию у амброзии полыннолистной, описала у нее 6 форм плодов, а В. Я. Марьюшкина и Л. Г. Дидык (1985) выделили даже 24 варианта разнотипных семянок у этого вида. Материалом для выявления форм и вариантов в обоих случаях послужили смешанные карпологические сборы и коллекции.

2. Понимание гетерокарпии как разнотипности плодов в пределах вида. К сожалению, так трактуется суть явления в отечественных энциклопедических изданиях (Большая советская энциклопедия, 1971; Советский энциклопедический словарь, 1980), а также в специальных работах (Носова, 1971).

3. Гетерокарпия как разнотипность плодов в пределах рода.

Так, в книге П. П. Полякова (1967) отсутствуют четко очерченные границы явления. В разделе, посвященном описанию гетерокарпии у сложноцветных, наряду с удачными примерами находим: «Разноплодие прекрасно выражено в роде *Arctium* L. Так, у *A. tenellum* . . . семянки . . . яйцевидные . . .; у *A. pseudarctium* . . . — удлиненные . . .; у *A. spurium* . . . — узкоцилиндрические. . .» (Поляков, 1967 : 156).

Согласиться с приведенными выше трактовками нельзя потому, что в описанных случаях авторы столкнулись с явлениями другого порядка, чем гетерокарпия. Отмеченные факты и примеры неоднородности плодов должны быть оценены иначе: а) как внутрипопуляционная изменчивость семян и плодов (в случае с амброзией полыннолистной), которая вызывается многими факторами — возрастными, биоморфологическими, сезонными, генетическими; б) как внутривидовая изменчивость, обусловленная разным географизмом или обитанием особей вида в разных биотопах; в) как закономерная видовая специфичность морфологических структур, в том числе и плодов (в описаниях П. П. Полякова).

Заметим, что в литературе существует и слишком узкое понимание гетерокарпии как гетероморфности плодов в пределах одного соцветия или соплодия (Brockhaus ABC Biologie, 1967).

Таким образом, следует признать ошибочным включать в понятие гетерокарпии случаи внутрипопуляционной и внутривидовой разнокачественности плодов, а также непохожести плодов у разных видов одного рода. Необходимо вернуться к традиционному классическому представлению о гетерокарпии как гетероморфности плодов в пределах особи, какое мы находим у первых авторитетных исследователей этого явления (и как это было принято в литературе по этой проблеме до 1948 года).

Относительно форм проявления гетерокарпии.

Если придерживаться буквального понимания термина «гетерокарпия», то оно включает лишь гетероморфность плодов («разноплодие»). Понимание в таком объеме до сих пор в литературе доминирует. Одновременно с термином «гетерокарпия» в литературу уже первыми исследователями были введены термины «гетеромерикарпия», характеризовавший неоднородность частей одного распадающегося плода, и «гетероспермия» (разносемянность). По существу эти термины оказались «одновозрастными» и, как правило, все три явления изучались вместе. Об этом можно судить хотя бы по названиям первых классических публикаций по теме: «Гетерокарпия и гетеромерикарпия у покрытосеменных»

(Delpino, 1894), «Гетеромерикарпия и сходные явления плодообразования» (Huth, 1895), «Гетерокарпия и гетероспермия» (Nicotra, 1898).

Отраженные таким образом связи оказались неслучайными. Как позже было доказано, биологический смысл всех трех проявлений неоднородности генеративных диаспор сходен. Выявилось однотипное адаптивное значение в жизни вида полиморфизма плодов, мерикарпиев и семян. Во всех случаях имеет место разнохарактерный тип диссеминации по агентам, дальности и времени рассеивания диаспор и проявляются неоднозначные поведенческие реакции при прорастании семян из гетероморфных плодов или частей одного плода. Кроме того, в практике диагностирования плодов и их изучения гетерокарпия и гетероспермия, в отношении односемянных плодов в особенности, часто не разграничиваются или подменяют друг друга (см., например, Ильин, 1936; Любич, 1950). У А. А. Шахова читаем: «Гетерокарпия — образование различных семян на одном и том же растении» (Шахов, 1956 : 85).

Такая подмена понятий в какой-то мере объясняется тем, что семя — самая существенная часть плода, определяющая его важнейшие характеристики.

Вот почему назрела необходимость понимать гетерокарпию широко в смысле форм ее проявления, распространив это понятие не только на гетероморфность целых плодов, но и частей плода (включая семена) и даже соплодия, если они функционируют как единые синаптоспермные диаспоры. Такая тенденция, наметившаяся относительно давно, была отражена в литературе (Zohary, 1937; Войтенко, 1969а—в; Левина, Войтенко, 1975) и хотя не вызывает возражений, но пока не стала доминирующей.

Относительно качественных характеристик проявления неоднородности диаспор и степени ее выраженности.

Обобщая практику изучения плодов и семян карпологами, семеноведами, физиологами, специалистами других научных направлений, признаки неоднородности (в сельскохозяйственной литературе чаще используется понятие «разнокачественности семян») нами были объединены в пять групп (Войтенко, Левина, 1980). Приведу их с некоторой расшифровкой.

I. Количественные (по абсолютным и относительным размерам, весу, коэффициенту парусности).

II. Биофизические (по электрическим свойствам диаспор, их радиочувствительности, удельному весу).

III. Биохимические (по составу белков, аминокислот, витаминов, составу и активности ферментов, по количественному соотношению макро- и микроэлементов, по количественному содержанию влаги и сухого вещества).

IV. Физиологические (по характеру проницаемости покровов для воды и кислорода, по глубине и продолжительности покоя, по долговечности, по общим и частным показателям прорастания).

V. Структурные: а) морфологические (по объемной форме и форме продольного и поперечного сечений, по типу симметрии, особенностям скульптуры поверхности, наличию и характеру придатков, по положению, форме и степени развития зародыша в семенах, окраске); б) анатомические (по гистологии перикарпия и спермодермы, особенностям строения зародыша и внутриклеточных органелл).

В практике исследования неоднородности (разнокачественности) диаспор чаще всего анализируют какую-либо одну группу признаков, выделяя при этом формы по наиболее ярким различиям, например, по размерам (мелкосемянная и крупносемянная фракции), по энергии прорастания (легкопрорастающие и труднопрорастающие), по способностям к набуханию (мягкие и твердые семена). В действительности указанные признаки разнокачественности всегда фиксируются в комплексе, они взаимосвязаны и даже взаимообусловлены. Так, различия в весе семян сказываются на их всхожести, различия семян по элек-

трическим свойствам отражают их неоднородный химический состав и т. д. Несомненно, что появление одних признаков приводит к изменениям в других.

Уверенно можно утверждать, что взаимообусловленность и соподчиненность признаков неоднородности «семян» осуществляются в направлении от признаков группы I к признакам группы V.

Структурные признаки различий диаспор в пределах особи (их гетероморфность) — это высшее проявление неоднородности, которая в свою очередь отражает их различия по физиологическим, биохимическим, биофизическим и количественным характеристикам. На вопрос о том, какие признаки следует считать ведущими, определяющими отнесение того или иного вида с неоднородностью своих диаспор к гетерокарпным растениям, ответ должен быть — структурные (морфологические) признаки. Одних лишь количественных, биофизических, биохимических или физиологических различий для этого недостаточно.

Относительно резко выраженные морфологические различия диаспор одной особи должны служить главным критерием, отличающим гетерокарпическую неоднородность от индивидуальной изменчивости диаспор. Последняя имеет место у каждой особи любого вида и обусловлена чаще всего матуральным фактором (различия диаспор по степени спелости вследствие разновременного их созревания) или топографическим (различия зрелых диаспор в зависимости от места их формирования в соцветии или на растении в целом вследствие разных условий питания и водоснабжения, разного возраста цветоносов и разных темпов органогенеза).

Матуральная и топографическая неоднородность носит ненаследственный (модификационный) характер. Гетерокарпию же следует признать генетически обусловленным признаком вида, часто имеющим для него диагностическое значение.

Если не учитывать последних двух обстоятельств — достаточно резкую гетероморфность диаспор у гетерокарпного вида и ее наследственную обусловленность, то можно оказаться в положении, когда вообще не обнаружим негетерокарпных видов. Ф. П. Любич, признанный авторитет в исследовании гетерокарпии, выполнивший ряд интересных и важных работ по этой проблеме, указывал, что «разноплодие имеет место у всех растений, но степень выраженности и проявления его в онтогенезе у разных видов различные» (Любич, 1949а : 6), и писал в своей диссертации: «Гетерокарпия может отсутствовать лишь у тех растений, у которых образуется один цветок, один плод и в котором развивается одно семя» (Любич, 1949б). Однако собственная практика исследователя противоречила этой крайней точке зрения.

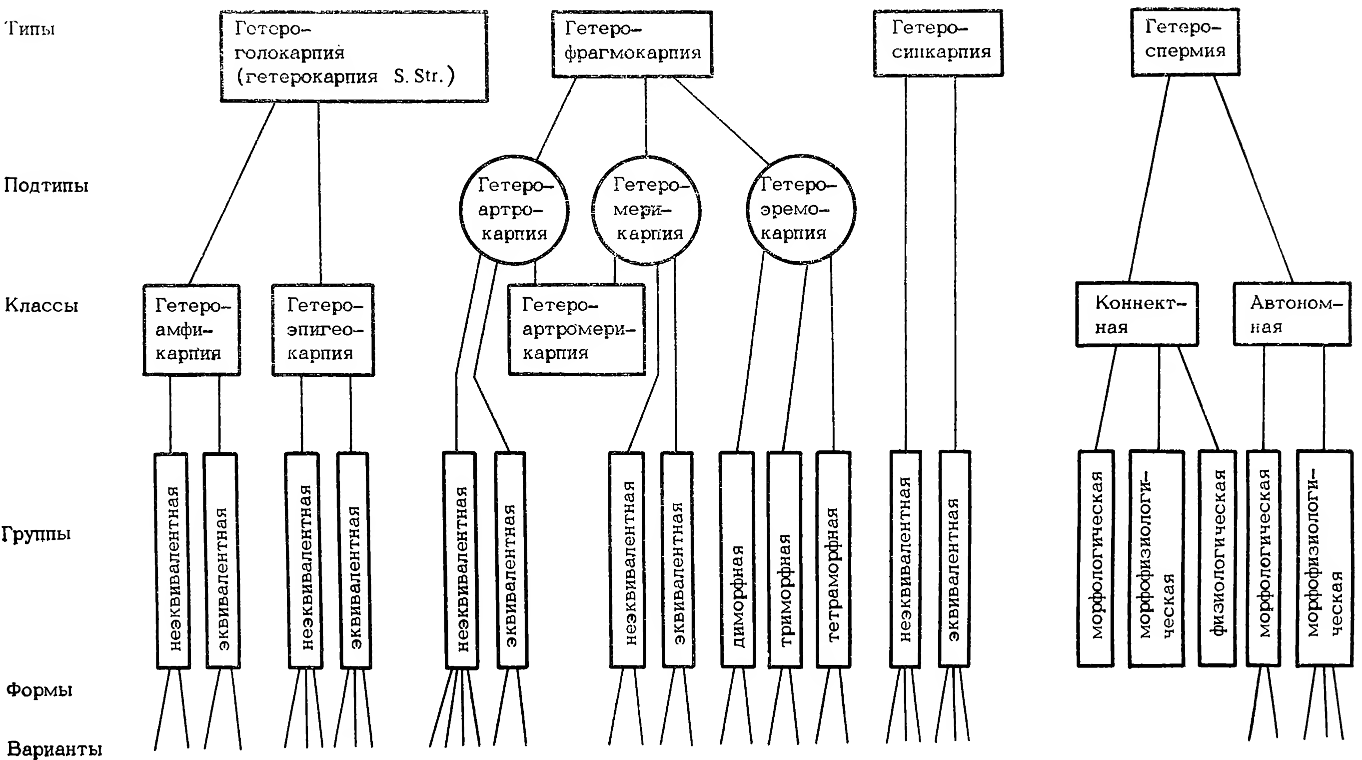
Резюмируя вышеизложенное, мы предлагаем понимать под гетерокарпией генетически обусловленное свойство вида покрытосеменных растений формировать на одной особи морфологически разнотипные генеративные диаспоры — целые плоды, части одного плода, семена и даже соплодия (Войтенко, 1969а; Левина, Войтенко, 1975). Такое понимание гетерокарпии получило закрепление в «Биологическом энциклопедическом словаре» (1986).

Классификация и терминология

Предлагаем выраженный графически вариант классификации форм гетерокарпии (см. схему). Особенности ее следующие.

1. Принимается широкое (в смысле форм проявления) понимание гетерокарпии, синонимом которого является понятие и термин «гетеродиаспория». Последний был предложен P. Müller-Schneider и M. Lhotská (1971) в работе, посвященной упорядочению терминологии в карпоэкологических исследованиях, но им до сих пор практически не пользуются. На наш взгляд, он удачно

Классификация гетерокарпии (гетеродиаспории) у покрытосеменных растений



сможет объединить все четыре выделяемых типа неоднородности диаспор, отличающихся своей морфологической природой.

2. Классификация носит иерархический характер. В ней выделены соподчиненные категории — типы, подтипы, классы, группы, формы и варианты.

3. В основе своей она является морфологической, так как гетерокарпия — это понятие, возникшее в недрах морфологии растений и выражающее морфологическую сущность явления, но с возможностью достаточно широкого использования экологических признаков, особенно при выделении и описании таксонов низкого ранга — групп, форм, вариантов.

4. Для обозначения внутриклассификационных категорий гетерокарпии наряду со старыми, испытанными еще в классических работах, терминами и понятиями используются относительно недавно предложенные и уже апробированные в литературе, а также совсем новые, впервые вводимые в научный обиход.

Категориями самого высокого ранга в предлагаемой классификации признаются типы гетерокарпии s. l. (гетеродиаспории). Они выделяются на основе морфологической природы гетероморфных диаспор: гетероголокарпия — гетероморфность целых плодов, гетерофрагмокарпия (от лат. fragmen — кусок, обломок, фрагмент) — неоднородность частей одного распадающегося плода, гетеросинкарпия — неоднородность соплодий на особи и гетероспермия — разносемянность.

Первые два термина были введены в литературу относительно недавно (Войтенко, 1969а) и пока не имеют широкого хождения, хотя начали использоваться другими исследователями (Голова, 1973; Giberti, 1984a, и др.).

Из-за того, что характер распадения плодов может быть принципиально различным, среди гетерофрагмокарпии выделяются три подтипа. Термин «гетеромерикарпия» использовался, как уже указывалось, начиная с классических работ, для обозначения неоднородности частей любого распадающегося плода (гетерофрагмокарпии, в нашем понимании). Р. Е. Левина справедливо настаивала на ограничении его применения лишь к дробным плодам (к неоднородности мерикарпиев) для обозначения неоднородности частей членистых плодов, предложив новый термин «гетероартрокарпия» (Левина, 1957). Ее предложение нашло поддержку у отечественных и зарубежных исследователей. В таком понимании эти два термина остаются в нашей классификации.

Как показали недавние исследования, в семействе бурачниковых обнаружились многочисленные формы неоднородности эремов в пределах одного плода-ценобия (Войтенко, Опарина, 1985, 1987). Учитывая особую морфологическую природу такого специфического плода, которого нельзя отнести ни к членистым, ни к дробным, С. Н. Опариной был предложен термин «гетероэремокарпия», обозначающий разнотипность эремов одного плода и уже получивший поддержку в литературе (Левина, 1987). Он также отражен в предлагаемой классификации в качестве подтипа гетерофрагмокарпии.

Последний термин, на наш взгляд, удачнее другого варианта обозначения этого же понятия — гетероэремии, предложенного этим же автором (Опарина, 1986). С одной стороны, он благозвучнее и унифицирован по этимологической структуре с 2 другими подтипами гетерофрагмокарпии, а с другой стороны — в самом звучании подчеркивается не просто неоднородность эремов, а эремов одного плода.

Классы выделяются в 3 типах гетеродиаспории, исключая гетеросинкарпию. Принципы их выделения в разных типах неоднозначны.

Гетероголокарпию четко можно подразделить на два класса: 1) гетероморфность плодов у амфикарпных растений; 2) гетероморфность плодов у растений, развивающих только надземные («воздушные») цветки. Для обозначения классов мы вводим новые термины соответственно — гетероамфикарпию и гетероэпигеокарпию.

У амфикарпных видов надземные и подземные плоды всегда различаются по форме, количеству семян, внутренней структуре, особенностям вскрывания и другим признакам. Именно у амфикарпных видов ранние исследователи впервые зарегистрировали гетерокарпию. Амфикарпные виды немногочисленны (немногим более трех десятков видов), с узкими, иногда точечными, ареалами, обитают в специфических биотопах тропической, субтропической и пустынной зон, но встречаются в самых разных семействах цветковых. 2-й класс — гетероэпигеокарпия — наиболее крупный по числу включаемых видов — привычный объект исследования специалистов по проблеме гетерокарпии.

В типе гетерофрагмокарпии устанавливается класс гетероартромерикарпии, объединяющий случаи сложного распадения плодов по двум направлениям. Часть члеников, образующихся в результате распадения плода перпендикулярно оси плодолистиков, дополнительно распадается по принципу дробных плодов (параллельно оси срастания) и формируются так называемые получленики. Таким образом, гетероморфные диаспоры представлены члениками и получлениками. Это нечасто встречающееся проявление гетерофрагмокарпии свойственно, например, роду *Chorispora* сем. *Brassicaceae*. Сюда, по-видимому, можно отнести и гетеродиаспорию североамериканского представителя — *Platystemon californicus* сем. *Papaveraceae* (Hannan, 1980).

В большинстве случаев разные формы гетероморфности плодов и их частей сопровождаются в той или иной степени выраженной неоднородностью заключенных в них семян. Такая связь гетероспермии с другими типами неоднородности диаспор, а также определенная ее обусловленность, в классификации отражена в качестве коннектной (от лат. connexus — связанный, соединенный, сцепленный, сопряженный) гетероспермии. Коннектная гетероспермия наиболее распространена у растений. Реже встречается гетероспермия, не связанная с другими типами гетерокарпии, в нашей классификации — автономная. Примером ее могут служить семена двух видов рода *Spergularia* — *S. marina* (L.) Griseb. и *S. maritima* (All.) Chiov. (*Caryophyllaceae*), у которых внутри одной коробочки формируются семена окрыленные и бескрылые (Горшкова, 1936; Zohary, 1937).

Предложение различать эквивалентную и неэквивалентную гетероморфность диаспор последовало от M. Zohary (1937). В отношении односеменных гетероморфных плодов и члеников на особи он пользовался обозначениями эквивалентной гетерокарпии s. str. и гетеромерикарпии, а в отношении многосеменных или при сочетании на особи одно- и многосеменных диаспор, соответственно — неэквивалентной. Принимая это предложение в целом, используя его на практике (Войтенко, 1968, 1969а), в приведенной классификации мы придаем такому характеру проявления гетероморфности ранг «группы». При этом вносим два дополнения: 1) необходимо распространить этот номенклатурный подход также к группам гетероартрокарпии и гетеросинкарпии; 2) эквивалентной гетеродиаспорией следует считать случаи, когда гетероморфные плоды, членики и соплодия содержат одинаковое небольшое (как правило, до 2) число семян (а не только по одному единственному семени в понимании Zohary).

При гетероэремокарпии диаспоры (эремы) всегда односеменные. Принцип объединения форм в группы, упомянутый выше, здесь не применим. Однако гетероэремокарпия четко различается по количеству морфотипов эремов в пределах ценобия. Их может быть 2, 3 или 4. Соответственно мы выделяем группы ди-, три- и тетраморфной гетероэремокарпии.

Наличие одних лишь структурных различий у семян дает возможность выделять группу морфологической, а если они сочетаются с физиологическими различиями, то и группу морфофизиологической гетероспермии. Чисто физиологическую неоднородность (разнокачественность) семян правомерно рассматривать лишь в классе коннектной гетероспермии, так как при автономной она

не диагностируется морфологическим анализом, следовательно, не может быть отнесена к гетероспермии в принятом выше понимании.

Важнейшей и по существу базисной классификационной единицей гетерокарпии s. l. является форма. При выделении и описании форм непременно должен учитываться целый комплекс признаков. Наряду с сугубо морфологическими (различия диаспор по абсолютным и относительным количественным показателям, числу семян, по объемной форме, окраске, опушению и наличию других выростов на поверхности, наличию или отсутствию придатков в виде паппуса, окрылений, прирастающих или сохраняющихся при плодах прицветников, чешуй, остей и т. п.) важное значение играют признаки карпоэкологические (время, способ и характер вскрывания, время высвобождения и отделения диаспор от материнского растения, способ и дальность их дисперсии, наличие приспособлений, препятствующих быстрому и дальнему рассеиванию диаспор). Кроме того, при описании форм необходимо фиксировать такие особенности, как связь гетерокарпии с гетерантией, топографическая приуроченность гетероморфных диаспор к участкам соцветия и побегам или ярусам растения в целом, наличие или отсутствие переходных форм между крайними морфотипами диаспор.

Обозначения форм гетерокарпии удобно производить путем добавления «—форма» к родовому латинскому названию растения, у которого она регистрируется (например, Axyris—форма).[2] В редких случаях, когда внутри рода отдельный вид проявляет отличную от других видов гетероморфность диаспор и когда она носит уникальный характер, приходится прибегать к номенклатурной комбинации, добавляя окончание к видовому латинскому названию (например, Lappula semialata—форма).

В схеме классификации гетерокарпии конкретные формы в группах не указаны, а изображены лишь символически (стрелками). Это сделано по ряду причин. Во-первых, число выделяемых форм в целом у растений будет достигать большого количества (несколько десятков). Во-вторых, их установление — дело достаточно субъективное и может зависеть от выбранных задач и принципов исследования. И, наконец, что самое главное, их выделение возможно лишь при полном и детальном анализе гетерокарпии у всех покрытосеменных и желательно по единому плану. Последняя задача далека от завершения и тем более трудна для одного исследователя. Однако здесь наметился конструктивный подход. Выявление форм становится возможным после завершения морфологического изучения гетерокарпии в объеме конкретной флоры или, что перспективнее, в объеме крупного таксона, такого, как семейства. Так, Zohary (1937), изучавший гетерокарпию у растений флоры Палестины, выделил 12 ее форм. После детального изучения гетерокарпии в сем. *Brassicaceae* нами установлено в нем 14 форм (Войтенко, 1968, 1969а), в объеме сем. *Boraginaceae* — 5 (Войтенко, Опарина, 1985), в сем. *Asteraceae* предварительно выделено 16 форм (Войтенко, 1986б). Описанные формы в систематическом отношении могут объединять от одного вида до нескольких родов со сходным проявлением неоднородности диаспор. Гетерокарпные виды из приведенных выше семейств, которые в будущем впервые попадут в поле зрения исследователей, могут найти свое место или среди уже описанных, или могут стать основой для установления дополнительных новых форм.

Иногда для подчеркивания специфических особенностей гетерокарпии у отдельных видов в пределах какой-либо формы можно прибегнуть к выделению вариантов. Но, как показывает практика, такая необходимость возникает

---

[2] В практике исследования гетерокарпии, включая собственную, формам в настоящем понимании давали названия, добавляя к латинскому названию окончание «—тип» (Zohary, 1937; Войтенко, 1968). Для соблюдения и утверждения принципа иерархичности в предложенной классификации целесообразнее воспользоваться новым предложением.

нечасто. Для обозначения вариантов следует пользоваться тем же номенклатурным принципом, что и для форм гетерокарпии.

Остается надеяться, что предложенный вариант классификации гетерокарпии может облегчить выработку общего языка среди исследователей этого явления; сведения о гетерокарпии, полученные в разное время и в разных странах, поможет привести в относительный и обозримый порядок, а также должен способствовать познанию гетерокарпии в полном объеме ее проявления у покрытосеменных растений.

Систематические таксоны растений и группы гетерокарпии

К настоящему времени гетерокарпия выявлена, по нашим подсчетам, в 20 семействах покрытосеменных, из них в 6 наиболее часто — у сложноцветных, маревых, крестоцветных, злаковых, бурачниковых и зонтичных. Попытаемся очертить объем выделенных в классификации групп гетерокарпии (гетеродиаспории) и соотнести их с систематическими группами растений, указав при этом основные литературные источники, в особенности работы последних лет, касающиеся соответствующих форм гетерокарпии.

Группа неэквивалентной гетероамфикарпии включает представителей сем. *Fabaceae* — *Amphicarpaea bracteata*, *Galactia canescens*, некоторые виды родов *Lathyrus*, *Orobus*, *Pisum*, *Trifolium* и *Vicia*. В других семействах она представлена отдельными редкими видами: *Brassicaceae* — *Heterocarpus fernandezianus*, *Cardamine chenopodifolia*, *Scrophulariaceae* — *Scrophularia arguta*, *Commelinaceae* — *Commelina bengalensis*. Группа эквивалентной гетероамфикарпии включает представителей сем. *Asteraceae* — *Catananche lutea* и *Gymarrhena micrant h Chenopodiaceae* — *Ceratocarpus arenarius*, *Polygonaceae* — *Emex spinosa*, *Urticaceae* — *Fleurya podocarpa*, *Poaceae* — *Amphicarpum purshii*, *Cyperaceae* — африканские виды *Bulbostylis* и *Scirpus*.

Изучению гетерокарпии у амфикарпных растений посвящена обширная литература в основном иностранная (Treviranus, 1863; Kuhn, 1867; Grisebach, 1878; Battandier, 1883; Ascherson, 1884; Huth, 1890, 1895; Engler, 1895; Lindmann, 1900; Fries, 1904; Trotter, 1910; Zohary, 1930, 1937; Блукет, 1931; Тахтаджян, 1934; Троицкий, Чатрчян, 1937; Крюкова, 1964; Koller, Roth, 1964; Haines, 1971; Evenari et al., 1977; Mattatia, 1977; McNamara, Quinn, 1977; Cheplick, Quinn, 1982, 1983, 1986, 1987, 1988a, b; Cheplick, 1983, 1987; Gamm, 1983; Gamm, Weberling, 1986; Schnee, Waller, 1986).

Группа неэквивалентной гетероэпигеокарпии зарегистрирована у крестоцветных из родов *Campyloptera* (=*Aethionema*), *Diptychocarpus*, *Malcolmia*, *Streptoloma*, *Torularia* и других (Zohary, 1937; Zohary, Fahn, 1950; Малышева, 1953; Аветисян, Манакян, 1965; Войтенко, 1968, 1969б, 1974а; Марасов, 1974а, б, 1977; Левина, Марасов, 1976), в роде *Ceratocarpuos* из сем. дымянковых (Delpino, 1894; Goebel, 1911) и в роде *Desmodium* из сем. *Fabaceae*.

Эквивалентная гетероэпигеокарпия свойственна практически всем многочисленным гетерокарпным сложноцветным (Delpino, 1890, 1894, 1903a; Nicotra, 1898, 1899; Patane, 1903; Correns, 1906a, b; Ernst, 1906; Paglia, 1910; Goebel, 1911; Becker, 1913; Grimbach, 1914; Zohary, 1937, 1950; Babcock, 1947; Bach, 1953; Pomplitz, 1956; Lhotská, 1968; Lhotská, Slavik, 1969; Dakshini, Aggarwal, 1974; McDonough, 1975; Baskin, Baskin, 1976; Burtt, 1977; Зубкевич, Затогина, 1978; Flint, Palmblad, 1978; Pandey, Singh, 1978; Sorenson, 1978; Войтенко, 1981б, 1986б; Backer, O'Dowd, 1982; Forsyth, Brown, 1982; Rai, Tripathi, 1982; Singhal, Sen, 1982; Hilger, Reese, 1983; McEvoy, 1984; Ellner, Shmida, 1984; Venable, 1985; Venable, Levin, 1985; Webb, 1986; Hartman, Lane, 1987; Tanowitz et al., 1987; Venable et al., 1987), маревым из родов *Aellenia*, *Atriplex*, *Axyris*, *Bienartia*, *Borszowia*, *Chenopodium*, *Corispermum*, *Halogeton*,

Kochia, *Londesia*, *Salicornia*, *Salsola*, *Suaeda* (Clos, 1857; Lange, 1867; Scharlock, 1873; Гордягин, 1892; Paglia, 1910; Pavolini, 1910; Baar, 1913; Becker, 1913; Ильин, 1936; Любич, 1951; Тараканов, 1952; Холоденко, 1952; Продан, 1956; Williams, 1960; Dalby, 1963; Negbi, Tamari, 1963; Williams, Harper, 1965; Запрометова, 1966; Запрометова, Абраменко, 1968; Пискунов, 1968, 1973; Frankton, Bassett, 1968; Ungar, 1971, 1979; Werker, Many, 1974; Grouzis et al., 1976; Lee, Brothers, 1981; Khan, Ungar, 1984; Philipupillai, Ungar, 1984; Berger, 1985; Ellison, 1987), некоторым видам *Polygonum* и *Rumex* из сем. *Polygonaceae* (Янишевский, 1927а, 1927б, 1929; Никитина, 1965; Timson, 1965; Schat, 1981), валериановым из родов *Valerianella* и *Fedia* (Delpino, 1894; Ernet, 1978; Mathez, Xena de Enrech, 1985), ряду крестоцветных с односеменными плодами из родов *Isatis* (=*Sameraria*), *Spirorhynchus* и других (Войтенко, 1968, 1969а, 1969б; Polatschek, 1969; Марасов, 1974а, 1974б, 1977, 1981; Левина, Марасов, 1976), нескольким видам из родов *Myrrhis*, *Torilis* и *Tordylium* из зонтичных (Zohary, 1937), некоторым калицеровым (Кирпичников, 1981), отдельным видам злаковых из родов *Avena*, *Bromus*, *Lolium*, *Phalaris* и других (Zohary, 1937; Казакевич, 1946; Любич, 1947, 1948; Осетров, 1968; Войтенко, 1981в).

Неэквивалентная гетероартрокарпия свойственна большинству представителей трибы *Brassiceae* из крестоцветных (Delpino, 1894; Zohary, 1937; Войтенко, 1968, 1969а, 1969б, 1969в, 1974а; Clemente, 1975; Bermejo, Clemente, 1977), а также некоторым маковым — виды *Hypecoum* (Zohary, 1937).

Эквивалентная гетероартрокарпия изучалась у крестоцветных — виды родов *Cakile*, *Ceratocnemum*, *Didesmus*, *Guiraoa*, *Otocarpus*, *Pseudoerucaria*, *Rapistrum* (Delpino, 1894; Becker, 1913; Grimbach, 1914; Войтенко, 1968, 1969а; Payne, Maun, 1981; Giberti, 1981a, 1984b; Maun, Lapierre, 1986), у бобовых — виды родов *Desmodium*, *Hedysarum* (Delpino, 1894; Сорные растения СССР, 1934).

Неэквивалентная гетеромерикарпия известна у некоторых видов родов *Commelina*, *Anthirrhinum*, *Cymbalaria*, *Portulaca* (Delpino, 1894, 1903b, 1905; Goebel, 1911; Speta, 1986).

Эквивалентная гетеромерикарпия известна у ряда зонтичных из родов *Angelica*, *Ainsworthia*, *Astrodaucus*, *Colladonia*, *Cyclotaxis*, *Daucus*, *Halosciastrum*, *Lisaea*, *Ligusticum*, *Oenanthe*, *Tordilium*, *Torilis*, *Turgenia* (Zohary, 1937; Грушвицкий и др., 1963; Пименов, Тихомиров, 1968; Пименов, 1972; Jury, 1978) и в роде *Galium* из мареновых (Zohary, 1937).

Гетероэремокарпия известна пока лишь в сем. *Boraginaceae*. Группа диморфной гетероэремокарпии отмечается у видов родов *Buglossoides*, *Cerinthe*, *Echium*, *Paracaryum*, *Microparacaryum*, некоторых видов рода *Lappula*. Триморфная гетероэремокарпия свойственна *Lappula semialata*, а тетраморфная — *L. sessiliflora* и большинству видов *Heterocaryum* (Бетнер, 1917; Любич, 1951; Попов, 1953; Lhotská, 1974; Войтенко, Опарина, 1985, 1987; Hilger et al., 1985; Опарина, 1986).

Неэквивалентная и эквивалентная гетеросинкарпия встречается у разных видов *Aegilops* (Zohary, 1937; Datta et al., 1970; Войтенко, 1981в; Marañón, 1987).

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян В. Е., Манакян В. А. К карпобиологии *Diptychocarpus strictus* (Fisch.) Trautv. в связи с гетерокарпией // Изв. АН АрмССР. Сер. биол. наук. 1965. Т. 18, № 2. С. 47—55. — *Бетнер Р. Г.* О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках (*Lithospermum arvense* L.) // Тр. Бюро прикл. бот. 1917. Т. 10, № 2. С. 17—28. — *Биологический* энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с. — *Блукет Н. А.* К систематике рода *Ceratocarpus* в связи с диморфизмом его плодов // Юбил. сб., посвященный акад. Б. А. Келлеру. Воронеж, 1931. С. 23—32. — Большая советская энциклопедия / Под ред. А. М. Прохорова. М.: Сов. энциклопедия, 1971. Т. 6. 624 с. — *Войтенко В. Ф.* Формы гетерокарпии в семействе *Brassicaceae* Burn. и их эволюционная оценка // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 10. С. 1428—1439. — *Войтенко В. Ф.* Опыт изучения гетерокарпии в семействе крестоцветных (*Brassicaceae* Burn.): Автореф. дис. . . . канд.

биол. наук. Л., 1969а. 23 с. — *Войтенко В. Ф.* Особенности прорастания семян некоторых гетерокарпных крестоцветных // Биол. науки. 1969б. № 3. С. 72—77. — *Войтенко В. Ф.* Новое местонахождение *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. в Туркмении и некоторые вопросы ее карпоэкологии // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1969в. № 5. С. 79—81. — *Войтенко В. Ф.* К биологии некоторых новых кормовых интродуцентов из семейства крестоцветных // Пятый симпозиум по новым силосным растениям. Материалы научных сообщений. Л., 1970. Т. 2. С. 23—24. — *Войтенко В. Ф.* Основные черты диспорсии гетерокарпных крестоцветных // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1974а. С. 67—90. — *Войтенко В. Ф.* Интродукция растений и гетерокарпия // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск: Наука, 1974б. С. 258—259.— *Войтенко В. Ф.* О путях филоморфогенеза плодов у гетерокарпных растений // Материалы Пятого московск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1976. С. 31—32. — *Войтенко В. Ф.* О задаче и программе монографического изучения гетерокарпии у отдельных видов растений // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1981а. С. 37—44. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия у растений флоры СССР. I. *Tragopogon dubius* Scop. (сем. *Asteraceae*) // Там же. 1981б. С. 44—64. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия у видов *Aegilops* L. // Теорет. и метод. вопросы изучения семян интродуцированных растений. Баку, 1981в. С. 70—71. — *Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия у растений аридных зон и возможности ее практического использования // Природные ресурсы пустынь и их освоение. Ашхабад: Ылым, 1986а. С. 195—197. — *Войтенко В. Ф.* Попытка классификации и эволюционного анализа форм гетерокарпии в семействе *Compositae* // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986б. С. 10—12. — Войтенко В. Ф., Левина Р. Е. К изучению типов неоднородности семян // Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. С. 27—31. — *Войтенко В. Ф., Опарина С. Н.* Гетерокарпия в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 7. С. 865—875. — *Войтенко В. Ф., Опарина С. Н.* Анатомический анализ гетерокарпии в семействе *Boraginaceae* // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 5. С. 569—580. — *Голова Т. П.* Гетерокарпия у амброзии полыннолистной // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. Харьков, 1973. С. 130—133. — *Гордягин А.* Несколько ботанических данных о семенах лебеды // Дневник о-ва врачей при Казанском ун-те. Казань, 1892. С. 81—96. — *Горшкова С. Г.* Род Торичник — *Spergularia* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 556—561. — *Грушвицкий И. В., Агнаева Е. Я., Кузина Е. Ф.* О разнокачественности зрелых семян моркови по величине зародыша // Бот. журн. 1963. Т. 48, № 10. С. 1484—1489. — *Запрометова Н. С.* О разнокачественности семян у лебеды садовой // Дикорастущие и вводимые в культуру растения Узбекистана. Ташкент: Фан, 1966. С. 34—37. — *Запрометова Н. С., Абраменко Л. К.* Биология прорастания семян и морфология проростков некоторых видов *Atriplex* // Полезные дикорастущие растения Узбекистана и их использование. Ташкент: Фан, 1968. С. 60—64. — *Зубкевич Г. И., Затогина В. П.* Гетерокарпия у некоторых представителей семейства сложноцветных // Вестн. Белорусск. ун-та. 1978. Сер. 2. № 1. С. 38—42. — *Ильин М. М.* Сем. Маревые — *Chenopodiaceae* Less. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 6. С. 2—354. — *Казакевич Л. И.* Очищение почвы от сорных растений // Сов. агрономия. 1946. № 1. С. 35—39. — *Кирпичников М. Э.* Порядок Калицеровые (*Calyceraceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5. С. 461—462. — *Крюкова И. В.* Амфикарпия у *Vicia pilosa* М. В.// Бот. журн. 1964. Т. 49, № 8. С. 1207—1209. — *Левина Р. Е.* Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с. — *Левина Р. Е.* Аспекты изучения гетерокарпии // Бот. журн. 1967. Т. 52, № 1. С. 3—12. — *Левина Р. Е.* Новый аспект в трактовке гетерокарпии // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 5. С. 680—684. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Левина Р. Е., Войтенко В. Ф.* Гетерокарпия или разноплодие // Природа. 1975. № 5. С. 87—95. — *Левина Р. Е., Войтенко В. Ф.* Опыт классификации неоднородности (разнокачественности) семян // Вопросы теории и практики семеноведения при интродукции. Минск: Наука и техника, 1977. С. 8—9. — *Левина Р. Е., Марасов А. Н.* Закономерности проявления гетерокарпии в онтогенезе // Бот. журн. 1976. Т. 61, № 12. С. 1686—1695. — *Любич Ф. П.* Биологическое значение гетерокарпии у овсюга (*Avena fatua* L.) и других растений // Докл. АН СССР. 1947. Т. 58, № 8. С. 1809—1812. — *Любич Ф. П.* Гетерокарпия и ее значение в понимании природы фитоценоза // Докл. АН СССР. 1948. Т. 61, № 1. С. 143—146. — *Любич Ф. П.* Разноплодие (гетерокарпия) и его значение в борьбе с сорными растениями: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Саратов, 1949а. 13 с. — *Любич Ф. П.* Разноплодие (гетерокарпия) и его значение в борьбе с сорными растениями: Дис. . . . канд. биол. наук. Саратов, 1949б. 162 с.— *Любич Ф. П.* Гетерокарпия некоторых растений, ее биологическое и практическое значение // Сб. материалов по флоре и растит. Юго-Востока. Саратов, 1950. С. 3—35. — *Любич Ф. П.* Разнокачественность плодов и семян у растений и ее значение в жизни вида // Агробиология. 1951. № 5. С. 21—27. — *Малышева Р. А.* К вопросу о разноплодии у покрытосеменных растений // Бот. журн. 1953. Т. 38, № 3. С. 360—367. — *Марасов А. Н.* Последовательность образования гетероморфных плодов у вайды Буассье (*Isatis boissieriana* Rchb.) и этионемы мясокрасной (*Aethionema carneum* (Soland) Fedtsch.) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1974а. С. 101—112. — *Марасов А. Н.* О соотношении типов плодов у вайды Буассье (*Isatis boissieriana* Rchb.) и этионемы мясокрасной (*Aethionema*

carneum (Soland) Fedtsch.) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1974б. С. 113—124. — *Марасов А. Н.* Опыт изучения гетерокарпии в онтогенезе: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1977. 27 с. — *Марасов А. Н.* К выявлению числового порога гетерокарпии особи вайды Буассье (*Isatis boissieriana* Rchb.) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1981. С. 64—71. — *Марьюшкина В. Я., Дидык Л. Г.* Гетерокарпия у амброзии полыннолистной и ее связь с биологическим покоем семян // Докл. АН УССР. 1985. Сер. Б. № 5. С. 65—67. — *Никитина К. Н.* О семенном размножении спорыша // Вопросы биологии семенного размножения. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1965. С. 31—37. — *Носова Л. И.* О гетерокарпии у полыни розовоцветковой (*Artemisia rhodantha* Rupr.) на Памире // Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук. 1971. № 3. С. 40—44. — *Опарина С. Н.* Гетерокарпия у *Boraginaceae* и ее следствия для филогении // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 64—66. — *Осетров В. Д.* Про гетероспермию у пажитниці льоновоі (*Lolium remotum* Schrank.) // Укр. бот. журн. 1968. Т. 25, № 1. С. 43—45. — *Пименов М. Г.* Новый вид рода *Angelica* L. из Центрального Тянь-Шаня // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, № 5. С. 85—93. — *Пименов М. Г., Тихомиров В. Н.* О строении плода и систематическом положении дальневосточного вида *Ligusticum purpureopetalum* Kom. // Биол. науки. 1968. № 5. С. 97—104. — *Пискунов В. П.* К вопросу о гетерокарпии у акириса щирицевидного (*Axyris amaranthoides* L.) // Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск, 1968. С. 188—192. — *Пискунов В. П.* Динамика выхода из покоя гетероморфных семян у аксириса щирицевидного (*Axyris amaranthoides*) // Учен. зап. Ульяновск. пед. ин-та. Сер. биол. Ульяновск, 1973. Т. 27, № 7. С. 87—96. — *Полковниченко А. Я., Никитина В. Н.* О всхожести гетерокарпных семянок некоторых видов сложноцветных // Тр. Туркмен. с.-х. ин-та. 1966. № 14. С. 59—62. — *Поляков П. П.* Систематика и происхождение сложноцветных. Алма-Ата: Наука, 1967. 336 с. — *Попов М. Г.* Сем. Бурачниковые — *Boraginaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 10. С. 97—691. — *Продан Т. К.* Разнокачественность семян курая и их морфологические особенности // Агробиология. 1956. № 5. С. 150—151. — *Советский* энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1980. 1600 с. — *Сорные* растения СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 3. 448 с. — *Тараканов К. Н.* Опыт историко-экологического изучения гетерокарпии некоторых видов солончаковых растений // Растение и среда. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 3. С. 91—105. — *Тахтаджян А. Л.* К экологии *Ceratocarpus arenarius* L. // Сов. ботаника. 1934. № 4. С. 22—28. — *Ткаченко Н. М.* Морфолого-анатомічна будова і деяк і біологічні властивості сім'янок календули // Овочівництво і баштанництво. Киев: Урожай, 1974. № 17. С. 64—68. — *Троицкий Н. А., Чатрчян Д. А.* К морфологии и биологии *Ceratocarpus arenarius* // Тр. по прикл. бот., ген., сел. 1937. Сер. 1. № 2. С. 309—313. — *Холоденко Б. Г.* Формирование семян у аксириса и садовой лебеды // Агробиология. 1952. № 3. С. 135—138. — *Шахов А. А.* Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР. 1956. 552 с. — *Янишевский Д. Е.* К характеристике *Polygonum salsugineum* М. В. и гетерокарпия у рода *Polygonum* секции *Avicularia* Meisn. // Изв. Сарат. об-ва естествоиспытателей. 1927а. Т. 2, № 1. С. 16—19. — *Янишевский Д. Е. Polygonum salsugineum* М. В. (Эколого-морфологический очерк) // Изв. краевед. ин-та изучения Южно-Волжской обл. при Сарат. ун-те. Саратов, 1927б. Т. 2. С. 51—75. — *Янишевский Д. Е.* Явления гетерокарпии у *Polygonum patulum* М. В. // Изв. Нижне-Волжского ин-та краеведения, 1929. Т. 3. С. 87—96. — *Ascherson P. F. A.* Amphicarpie bei der einheimischen *Vicia angustifolia* // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1884. Bd 2. S. 235—245. — *Baar H.* Zur Anatomie und Keimungsphysiologie heteromorpher Samen von *Chenopodium album* und *Atriplex nitens* // Z. Keiser. Akad. Wis., Math.-Nat. Kl. 1913. Bd 72, N 1. S. 21—40. — *Babcock E. B.* The genus *Crepis*. II. Systematic treatment. Berkley and Los Angeles: Univ. Calif. Press, 1947. 1030 p. — *Bach H.* Die Heterokarpie bei *Calendula* // Flora. 1953. Bd 140. N 2. S. 326—344. — *Bachmann K., Chambers K. L.* Genes regulating the appearance of two kinds of fruit in *Microseris strains* B 78 (*Asteraceae* : *Compositae*) // Experientia. 1981. Vol. 37, N 1. P. 29—31. — *Bachmann K., Chambers K. L., Price H. J.* Genetic components of heterocarpy in *Microseris* hybrid B 87 (*Asteraceae*, *Lactuceae*) // Plant Syst. Evol. 1984. Vol. 148, N 1. P. 149—164. — *Baker A. L.* Disk and ray achene development and germination characteristics of tansy ragwort (*Senecio jacobaea* L.): M. S. Thesis, Pullman, Washington State Univ., 1982. 52 p. — *Baker G. A., O'Dowd D. J.* Effects of parent plant density on the production of achene types in the annual *Hypochoeris glabra* // J. Ecol. 1982. Vol. 70, N 2. P. 201—215. — *Baskin J. M., Baskin C. C.* Germination dimorphism in *Heterotheca subaxillaris* var. *subaxillaris* // Bull. Torrey Bot. Club. 1976. Vol. 103, N 5. P. 201—206. — *Battandier M. A.* Sur quelques cas d'hétéromorphisme // Bull. Soc. bot. Fr. 1883. T. 30, N 4. P. 238—244. — *Becker H.* Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies // Beih. Bot. Zentralbl. 1913. Bd 29. S. 21—143. — *Béguinot A.* Sulla eteromericarpia della *Cakile maritima* L. // Bull. Soc. bot. ital. 1908. N 1—3. P. 23—24. — *Berger A.* Seed dimorphism and germination behaviour in *Salicornia patula* // Vegetatio. 1985. Vol. 61, N 1—3. P. 137—143. — *Bermejo J. E. H., Clemente M. M. C.* Significado ecologico de la heterocarpia en diez especies de la tribu *Brassiceae*. El caso de *Fezia pterocarpa* Pitard. // An. Inst. bot. Cavanilles. 1977. T. 34, N 1. P. 279—302. — *Brockhaus* ABC Biologie. Leipzig: VEB F. A. Brockhaus Verlag, 1967. 921 S. — *Burtt B. L.* Aspects of diversification in the capitulum // The biology and chemistry of the *Compositae*. London:

Academic Press, 1977. Vol. 1. P. 41—59. — *Cheplick G. P.* Differences between plants arising from aerial and subterranean seeds in the amphicarpic annual *Cardamine chenopodifolia* (*Cruciferae*) // Bull. Torrey Bot. Club. 1983. Vol. 110, N 4. P. 442—448. — *Cheplick G. P.* The ecology of amphicarpic plants // Tree. 1987. Vol. 2, N 4. P. 97—101. — *Cheplick G. P., Quinn J. A. Amphicarpum purshii* and the «pessimistic strategy» in amphicarpic annuals with subterranean fruit // Oecologia. 1982. Vol. 52, N 3. P. 327—332. — *Cheplick G. P., Quinn J. A.* The shift in aerial / subterranean fruit ratio in *Amphicarpum purshii*: causes and significance // Oecologia. 1983. Vol. 57, N 3. P. 374—379. — *Cheplick G. P., Quinn J. A.* Self-fertilization in *Amphicarpum purshii*: its influence on fitness and variation of progeny from aerial panicles // Amer. Midland Naturalist. 1986. Vol. 116, N 2. P. 394—402. — *Cheplick G. P., Quinn J. A.* The role of seed depth, litter and fire in the seedling establishment of amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) // Oecologia. 1987. Vol. 73, N 3. P. 459—464. — *Cheplick G. P., Quinn J. A.* Quantitative variation of life history traits in amphicarpic peanutgrass (*Amphicarpum purshii*) and its evolutionary significance // Amer. J. Bot. 1988a. Vol. 75, N 1. P. 123—131. — *Cheplick G. P., Quinn J. A.* Subterranean seed production and population responses to fire in *Amphicarpum purshii* (*Gramineae*) // J. Ecol. 1988b. Vol. 76, N 2. P. 263—273. — *Clemente M.* Morfogenesis del fruto heterocarpico en la tribu *Brassiceae* // XII Intern. bot. congress. Abstracts. Leningrad, 1975. Vol. 1. P. 211. — *Clos M. D.* Des grains de l'*Atriplex hortensis* et de leur germination // Bull. Soc. bot. Fr. 1857. T. 4. P. 441—444. — *Coincy M. A.* Hetérospermie de certains *Aethionema* hétérocarpées // J. Bot. 1897. T. 9. P. 415—417. — *Correns C.* Ein Vererbungsversuch mit *Dimorphotheca pluvialis* // Ber. Deutsch. bot. Ges. 1960a. Bd 24, N 3. S. 162—173. — *Correns C.* Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphotheca pluvialis* // Ber. Deutsch. bot. Ges. 1960b. Bd 24, N 3. S. 173—178. — *Crocker W.* Role of seed coats in delayed germination // Bot. Gaz. 1906. Vol. 42, N 2. P. 265—291. — *Dakshini K. M. M., Aggarwal S. K.* Intracapitular cypsele dimorphism and dormancy in *Bidens bipinnata* // Biol. plant. 1974. Vol. 16, N 6. P. 469—471. — *Dalby D. H.* Seed dispersal in *Salicornia pusilla* // Nature. 1963. Vol. 199, N 4889. P. 197—198. — *Datta S. C., Evenary M., Gutterman Y.* The heteroblasty of *Aegilops ovata* L. // Isr. J. Bot. 1970. Vol. 19, N 2—3. P. 463—483. — *Delpino F.* Note ed osservazioni botanche // Malpighia. 1890. Vol. 4. P. 3—33. — *Delpino F.* Eterocarpia ed eteromericarpia nelle *Angiospermae* // Mem. R. Accad. Sci. Istituto Bologna. 1894. T. 4. Ser. 5. P. 27—68. — *Delpino F.* Eterocarpia di *Filago gallica* // Boll. R. Orto Bot. Napoli. 1903a. T. 1, N 4. P. 427—429. — *Delpino F.* Eteromericarpia di *Portulaca oleracea* // Bol. R. Orto Bot. Napoli. 1903b. T. 1, N 4. P. 429—431. — *Delpino F.* Sviluppo della eteromericarpia nelle *Portulacaceae*, e nuovi casi di dimorphismo nei clorofillofori // Rend. R. Accad. Sci. fis. matem. Napoli. 1905. T. 2, N 3. P. 140—146. — *Ellison A. M.* Effect of seed dimorphism on the density-dependent dynamics of experimental populations of *Atriplex triangularis* (*Chenopodiaceae*) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74, N 8. P. 1280—1288. — *Ellner S., Shmida A.* Why are adaptations for long-range seed dispersal rare in desert plants // Oecologia. 1981. Vol. 51, N 1. P. 133—144. — *Ellner S. P., Shmida A.* Seed dispersal in relation to habitat in the genus *Picris* (*Compositae*) in mediterranean and arid regions // Isr. J. Bot. 1984. Vol. 33, N 1. P. 25—39. — *Engler A.* Über die Amphicarpie bei *Fleurya podocarpa* Wedd., nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Erscheinunge der Amphicarpie und Geocarpie // Sitzungsber. König. Preuss. Akad. Wiss. 1895. Bd 5. S. 1—10. — *Ernet D.* Fruchtbau und Verbreitungsbiologie von *Valerianella* und *Fedia* (*Valerianaceae*) // Plant Syst. Evol. 1978. Vol. 130, N 1—2. P. 85—126. — *Ernst A.* Das Keimen der dimorphen Früchtchen von *Synedrella nodiflora* (L.) Grtn. // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1906. Bd 24, N 8. S. 450—458. — *Evenari M., Kadouri A., Gutterman Y.* Eco-physiological investigations on the amphicarpy of *Emex spinosa* (L.) Campd. // Flora. 1977. Bd 166, N 3. S. 223—238. — *Flint S. D., Palblad I. G.* Germination dimorphism and developmental flexibility in the ruderal weed *Heterotheca grandiflora* // Oecologia. 1978. Vol. 36, N 1. P. 33—43. — *Forsyth C., Brown N. A. C.* Germination of the dimorphic fruits of *Bidens pilosa* L. // New. Phytol. 1982. Vol. 90, N 8. P. 151—164. — *Frankton C., Bassett I. J.* The genus *Atriplex* (*Chenopodiaceae*) in Canada. I. Three introduced species: *A. heterosperma*, *A. oblongifolia* and *A. hortensis* // Can. J. Bot. 1968. Vol. 46, N 10. P. 1309—1313. — *Fries R. E.* Eine Leguminose mit trimorphen Blüten und Früchten // Ark. Bot. 1904. Bd 3, N 9. S. 1—10. — *Gamm R.* Notes on amphicarpy — shown by the annual species *Cardamine chenopodifolia* Pers. (*Brassicaceae*) // Acta Bot. Neerl. 1983. Vol. 32, N 5. P. 346. — *Gamm R., Weberling F.* Sprossbürtige Wurzeln an den unterirdischen Fruchtstielen bei der amphicarpen Art *Cardamine chenopodiifolia* Pers. // Flora. 1986. Bd 178, N 1. S. 19—21. — *Giberti G. C.* Heteroarthrocarpy in «*Trachystoma*» and «*Ceratocnemum*» (*Cruciferae*) from Morocco / Webbia. 1984a. Vol. 38, N 2. P. 705—708. — *Giberti G. C.* Morfologia y modo de crecimiento del fruto en los géneros *Trachystoma* O. E. Schulz y *Ceratocnemum* Cosson et Balansa (*Brassiceae. Cruciferae*) // An. Jard. bot. Madrid. 1984b. T. 41, N 1. P. 59—81. — *Goebel K.* Über Heterokarpie // Naturwiss. Wochenschr. N. F. 1911. Bd 10, N 52. S. 825—829. — *Grimbach P.* Vergleichende Anatomie verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Species // Bot. Jahrb. 1914. Bd 51, N 2, Beibl. N 113. S. 1—52. — *Grisebach A.* Der Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von *Cardamine chenopodifolia* Pers. // Bot. Z. 1878. Bd 36, N 46. S. 723—728. — *Grouzis M., Berger A., Heim G.* Polymorphisme et germination des graines chez trois espèces annualles du

genre *Salicornia* // Oecol. plant. 1976. T. 11, N 1. P. 41—52. — *Haines R. W.* Amphycarpy in East African *Cyperaceae* // Mitt. bot. Staatssamml. München. 1971. Bd 10. S. 534—538. — *Hannan G. L.* Heteromericarpy and dual seed germination modes in *Platystemon californicus* (*Papaveraceae*) // Madroño. 1980. Vol. 27, N 4. P. 164—170. — *Hartman K. L., Lane M. A.* A new species of *Machaeranthera* section *Psilactis* (*Asteraceae* : *Astereae*) from coastal Texas // Brittonia. 1987. Vol. 39, N 2. P. 253—257. — *Hilger H. H., Balzer M., Frey W., Podlech D.* Heteromerikarpie und Fruchtpolymorphismus bei *Microparacaryum*, gen. nov. (*Boraginaceae*) // Plant Syst. Evol. 1985. Vol. 148, N 3—4. P. 291—312. — *Hilger H. H., Reese H.* Ontogenie der Strahlblüten und der heterokarpen Achänen von *Calendula arvensis* (*Asteraceae*) // Beitr. Biol. Pfl. 1983. Bd 58, N 1. S. 123—147. — *Huth E.* Ueber geokarpe, amphikarpe und heterokarpe Pflanzen // Samml. naturwis. Vortr. 1890. Bd 3, N 10. S. 1—32. — *Huth E.* Heteromericarpie und ähnliche Erscheinungen der Fruchtbildung // Helios. 1895. Bd 13, N 4. S. 49—59. — *Jury S. L.* Tuberculate fruits in the *Umbelliferae*, tribe *Caucalideae* // Actes 2e Symp. intern. Ombelliferes (Perpignan, 1977): Paru, 1978. P. 149—159. — *Khan M. A., Ungar I. A.* Seed polymorphism and germination responses to salinity stress in *Atriplex triangularis* Willd. // Bot. Gaz. 1984. Vol. 145, N 4. P. 487—494. — *Koller D., Roth N.* Studies on the ecological and physiological significance of amphicarpy in *Gymnarrhena micrantha* (*Compositae*) // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51, N 1. P. 26—35. — *Kuhn M.* Einige Bemerkungen über *Vandellia* und den Blütenpolymorphismus // Bot. Z. 1867. Bd 25, N 9. S. 65—67. — *Lange J.* Om de tveformede fröe hos *Atriplex hortensis* L. // Bot. tids. 1867. Vol. 2. P. 147—156. — *Lee M. A. B., Brothers T.* Seed dispersal in hybrid *Salsola* // Great Basin Natur. 1981. Vol. 41, N 3. P. 370—376. — *Lhotskà M.* Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens* // Rozpravy ČSAV, ser. math.-natur. 1968. Bd 78, N 10. S. 1—85. — *Lhotskà M.* Ein neuer Typ der Heteromerikarpie // Folia Geobot., Phytotax. 1974. Vol. 9, N 4. P. 437—438. — *Lhotskà M., Slavik B.* Zur Karpobiologie, Karpologie und Verbreitung der Art *Iva xanthiifolia* Nutt. in der-Tschechoslowakei // Folia Geobot., Phytotax. 1969. Vol. 4, N 4. P. 415—434. — *Lindmann C. A.* Einige amphikarpe Pflanzen der südbrasilianischen Flora // Oefvers. K. Vet. Akad. Förh. 1900. N 9. S. 939—944. — *Marañón T.* Ecologia del polimorfismo somàtico de semillas y la sinaptospermia en *Aegilops neglecta* Req. ex Bertol. // An. Jard. bot. Madrid. 1987. T. 44, N 1. P. 97—107. — *Mathez J., Xena de Enrech N.* Le polymorphisme génétique de la morphologie des fruits du genre *Fedia* Gaertn. (*Valerianaceae*). I. Détermination du mécanisme de controle génétique chez les espèces *F. cornucopiae* (L.) Gaertn. et *F. graciliflora* Fisch. et Meyer. // Candollea. 1985. T. 40, N 2. P. 425—434. — *Mattatia J.* The amphicarpic species *Lathyrus ciliolatus* // Bot. Notis. 1977. Vol. 129, N 4. P. 437—444. — *Maun M. A., Lapierre J.* Effects of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 3. P. 450—455. — *Mauthe S., Bachmann K., Chambers K. L., Price H. J.* Independent responses of two fruit characters to developmental regulation in *Microseris douglasii* (*Asteraceae*, *Lactuceae*) // Experientia. 1984a. Vol. 40, N 11. P. 1280—1281. — *Mauthe S., Bachmann K., Chambers K. L., Price H. J.* Inheritance of heterocarpy in *Microseris douglasii* strain C 29 (*Asteraceae*, *Lactuceae*) // Biol. Zentralbl. 1984b. Bd 103, N 5. S. 495—504. — *Mauthe S., Bachmann K., Chambers K. L., Price H. J.* Genetics of heterocarpy and pappus part numbers in *Microseris douglasii* strain C 28 (*Asteraceae*, *Lactuceae*) // Biol. Zentralbl. 1985. Bd 104, N 1. S. 1—20. — *McDonough W. T.* Germination polymorphism in *Grindelia squarrosa* (Pursh) Dunal. // Northwest. Sci. 1975. Vol. 49, N 4. P. 190—200. — *McEvoy P. B.* Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (*Compositae*) // Oecologia. 1984. Vol. 61, N 2. P. 160—168. — *McNamara J., Quinn J. A.* Resource allocation and reproduction in populations of *Amphicarpum purshii* (*Gramineae*) // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64, N 1. P. 17—23. — *Müller-Schneider P., Lhotskà M.* Zur Terminologie der Verbreitungsbiologie der Blütenpflanzen // Folia Geobot. et Phytotaxon. 1971. Vol. 6, N 4. P. 407—417. — *Negbi M., Tamari B.* Germination of chlorophyllous and achlorophyllous seeds of *Salsola volkensii* and *Aellenia autrani* // Isr. J. Bot. 1963. Vol. 12, N 3. P. 124—135. — *Nicotra L.* Eterocarpia ed eterospermia // Bull. Soc. bot. ital. 1898. T. 12. P. 213—216. — *Nicotra L.* Della eterocarpia, segnatamente nelle Sinanteree. Sassari, 1899. 58 p. — *Nicotra L.* Sull'eteromorfismo carpico (Frammenti di una storia del frutto) // Giorn. bot. ital. N. S. 1910. T. 17, N 8. P. 207—217. — *Paglia E.* L'aterocarpia nel regno vegetale // Annali bot. 1910. Vol. 8. P. 175—190. — *Pandey A. K., Singh R. P.* Development of seed and fruit in *Dimorphotheca sinuata* DC. // Flora. 1978. Bd 167, N. 1. S. 57—64. — *Patane L.* Dell'Evoluzione dei frutti nelle Sinanteree eterocarpiche // Malpighia. 1903. Vol. 17. P. 389—411. — *Pavolini A. F.* Contributo allo studio della eterocarpia // Bull. Soc. bot. ital. 1910. T. 9. P. 138—146. — *Payne A. M., Maun M. A.* Dispersal and floating ability of dimorphic fruit segments of *Cakile edentula* var. *lacustris* // Can. J. Bot. 1981. Vol. 59, N 12. P. 2595—2602. — *Philipupillai J., Ungar I. A.* The effect of seed dimorphism on the germination and survival of *Salicornia europaea* L. populations // Amer. J. Bot. 1984. Vol. 71, N 4. P. 542—549. — *Plitmann U.* Alternative modes in dispersal strategies, with an emphasis on herbaceous plants of Middle East // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1986. Vol. B89. P. 193—202. — *Polatschek A.* Cytotaxonomische Beiträge zur Flora Iranica. II. Eine weitere heterocarpe Crucifere — *Isatis boissieriana* Rchb. fil. // Ann. naturhistor. Mus. Wien. 1969. Bd 78. S. 99—101. — *Pomplitz R.* Die Heteromorphie der

Früchte von *Calendula arvensis* unter besonderer Berücksichtigung der Stellungs- und Zahlenverhältnisse // Beitr. Biol. Pfl. 1956. Bd. 32, N 3. S. 331—369. — *Puech S.* Hétérocarpie rythmique dans une population cévenole d'*Aethionema saxatile* (L.) R. Br.: premiers résultats d'observations effectuées en milieu naturel et en culture // Bull. Soc. bot. 1968. Vol. 115, N 9. P. 553—563. — *Puech S.* Hétérocarpie rythmique dans une population cévenole d'*Aethionema saxatile* (L.) R. Br. Renseignements appartés par les cultures expérimentales // Bull. Soc. bot. Fr. 1970. Vol. 117, N 9. P. 505—532. — *Rai J. P. N., Tripathi R. S.* Adaptive significance of seed reserves in ray achenes of *Galinsoga parviflora* Cav. // Experientia. 1982. Vol. 38, N 7. P. 804—805. — *Scharlock.* Ueber die dreifach gestalteten Samen der *Atriplex nitens* Schkuhr. // Bot. Z. 1873. Bd 31, N 20. S. 317—319. — *Schat H.* Seed polymorphism and germination ecology of *Plantago coronopus* L. // Acta oecol. Oecol. plant. 1981. Vol. 2, N 4, P. 367—380. — *Schnee B. K., Waller D. M.* Reproductive behavior of *Amphicarpaea bracteata* (*Leguminosae*), an amphicarpic annual // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 3. P. 376—386.— *Sheldon J. C., Burrows F. M.* The dispersal effectiveness of the achene-pappus units of selected *Compositae* in steady winds with convection // New. Phytol. 1973. Vol. 72, N 1. P. 665—675. — *Silvertown J. W.* Phenotypic variety in seed germination: the ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seed // Amer. Natur. 1984. Vol. 124, N 1. P. 1—16. — *Singhal B. K., Sen D. N.* Dimorphic seeds in a capitulum and dispersal strategies in *Oligochaeta ramosa* (Roxb.) Wagenitz. // Curr. Sci. 1982. Vol. 51, N 5. P. 244—245. — *Sorenson A. E.* Somatic polymorphism and seed dispersal // Nature. 1978. Vol. 276, N 5684. P. 174—176. — *Speta F.* Heterokarpidie, Dehiszens, Heterospermie und basifixe Samen bei *Cymbalaria* Hill. (*Scrophulariaceae*) und systematische Schlahfolgerungen // Phyton. 1986. Bd 26, N 1. S. 23—57. — *Tanowitz B. D., Salopek P. F., Mahall B. E.* Differential germination of ray and disc achenes in *Hemizonia increscena* (*Asteraceae*) // Amer. J. Bot. 1987. Vol. 74, N 3. P. 303—312. — *Timson J.* Fruit variation in *Polygonum persicaria* L. // Watsonia. 1965. Vol. 6, N 2. P. 106—108. — *Treviranus L. C.* Amphicarpie und Geocarpie // Bot. Z. 1863. Bd 21, N 18. S. 145—147. — *Tropea C.* Su alcuni casi di eteromericarpia // Malpighia. 1907. Vol. 21. P. 284—285. — *Trotter A.* Intorno alla anficarpia di *Catananche lutea* L. // Bull. Soc. bot. ital. 1910. T. 9. P. 150—154. — *Ungar I. A.* *Atriplex patula* var. *hastata* seed dimorphism // Rhodora, 1971. Vol. 73, N 796. P. 548—551. — *Ungar I. A.* Seed polymorphism in *Salicornia europaea* L. // Bot. Gaz. 1979. Bd 140, N 1. S. 102—108. — *Venable D. L.* The demographic consequences of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia* Buckl. (*Compositae*): Germination, survivorship, fecundity and dispersal: Ph. D Thesis. Austin: Univ. of Texas, 1979. 52 p. — *Venable D. L.* Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. III. Consequences of varied availability // J. Ecol. 1985. Vol. 73, N 3. P. 757—763. — *Venable D. L., Burquez A., Corral C.* et al. The ecology of seed heteromorphism in *Heterosperma pinnatum* in Central Mexico // Ecology. 1987. Vol. 68, N 1. P. 65—76. — *Venable D. L., Lawlor L.* Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time // Oecologia. 1980. Vol. 46, N 2. P. 272—282. — *Venable D. L., Levin D. A.* Ecology of achene dimorphism in *Heterotheca latifolia*. I. Achene structure, germination, and dispersal // J. Ecol. 1985. Vol. 73, N 1. P. 133—145. — *Voytenko V. F.* Problem heterocarpy: its importance in theoretical and applied botany // XII Intern. Bot. Congr. Abstracts. Leningrad, 1975. Vol. 1. P. 239. — *Webb C. J.* Variation in achene morphology and its implications for taxonomy in *Soliva* (*Anthemideae, Asteraceae*) // N. Z. J. Bot. 1986. Vol. 24, N 4. P. 665—669. — *Werker E., Many T.* Heterocarpy and its ontogeny in *Aellenia autrani* (Post) Zoh., light- and electron-microscope study // Isr. J. Bot. 1974. Vol. 23, N 3. P. 132—144. — *Williams J. T., Harper J. L.* Seed polymorphism and germination. I. The influence of nitrates and low temperatures on the germination of *Chenopodium album* // Weed Research. 1965. Vol. 5, N 2. P. 141—150. — *Williams M. C.* Biochemical analyses, germination and production of black and brown seed of *Halogeton glomeratus* // Weeds. 1960. Vol. 8, N 3. P. 452—461. — *Zeide B.* Reproductive behavior of plants in time // Amer. Nat. 1978. Vol. 112, N 985. P. 636—639.— *Zohary M.* Ein neuer Fall von Amphicarpie bei *Gymnarrhena micrantha* Desf. // Fed. Rep. 1930. Bd 61, N 1. S. 143—148. — *Zohary M.* Die verbreitungsökologischen Verhältnisse der Pflanzen Palästinas. I. Die antitelechorischen Erscheinungen // Beih. Bot. Centralbl. 1937. Bd 56, Abt. A, N 1. S. 1—155. — *Zohary M.* Evolutionary trends in the fruiting head of *Compositae* // Evolution. 1950. Vol. 4, N 2. P. 103—109. — *Zohary M., Fahn A.* On the heterocarpy of *Aethionema* // Palestine J. Bot., Jerusalem ser. 1950. Vol. 5, N 1. P. 28—31.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Получено 11 IV 1988.

SUMMARY

Critical analysis of the heterocarpy concept is presented. The view is substantiated that this concept should be concerned with the heterogeneity of diaspores which is revealed distinctly by structural features within an individual. On the other hand, this concept should be extended to the heterogeneity of generative diaspores of different morphological nature (whole fruits and their parts, seeds, multiple fruits). The position of heterocarpic heterogeneity among other forms of heterogeneity of diaspores is determined (in agronomy these forms are usually referred to as diversity of seed quality). Diagrammatic scheme of heterocarpy classification (heterodiaspory) is proposed. This subdivision is of hierarchic type and reflects essential morphological and ecological features of heterocarpy under classification. Some old concepts and terms are revised and the new ones (subtypes, classes, groups) are introduced to designate the special cases of heterogeneity. The available information about heterocarpy in plants and the forms of its manifestation in various families of angiosperms are analysed and the position of these forms in the proposed classification is refined.

УДК (211.7)(98)(571.651.8)

Б. А. Юрцев

ПЛАКОРНЫЕ АРКТИЧЕСКИЕ ТУНДРЫ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ (ОКРЕСТНОСТИ БУХТЫ СОМНИТЕЛЬНОЙ)

B. A. YURTSEV. PLAIN ARCTIC TUNDRAS OF THE WRANGEL ISLAND (NEIGHBOURHOOD OF THE SOMNITELNAYA BAY)

Неширокая южная Приморская равнина о-ва Врангеля, наклоненная в сторону моря от подножья Южной гряды гор, пронизана сетью стоковых западин различной ширины. В петлях этой сети расположены повышенные участки, практически выключенные из стока — микроплакоры, с зональной трещинно-пятнистой злаково-разнотравно-ивковой мелкомоховолишайниковой тундрой на арктических дерновых автоморфных почвах без видимых признаков оглеения. В западинах их замещают бугорковато-мелкопятнистые ивково-осоковые (*Carex lugens*) моховые (*Tomenthypnum nitens*) тундры на гидроморфных и гемигидроморфных торфянистых глееватых почвах. Оба синтаксона отнесены к разным подтипам тундрового типа растительности. С помощью табличной обработки в их составе выделены по 2 ассоциации (с субассоциациями), отражающие градации трофности и кислотности почвы (некальцефитные — ацидофитные и гемиацидофитные; гемикальцефитные — субгемикальцефитные и эвгемикальцефитные) и различающиеся набором и (или) относительным участием дифференцирующих видов, включая субдоминанты (в некальцефитных ассоциациях *Salix reptans*, в гемикальцефитных — он же вместе с *S. rotundifolia*).

В одной из прежних публикаций (Юрцев, 1987) мною были подробно рассмотрены основания для отнесения растительности о-ва Врангеля (в первую очередь его прибрежных равнин) к подзоне арктических тундр. По признакам растительности и по теплообеспеченности вегетационного периода на острове выделены 3 зональных варианта (см. также: Петровский, 1985), средний из которых, свойственный неширокой южной равнине (на восток до низовий р. Хищников включительно) и северо-западной приморской равнине, был изучен и охарактеризован по данным полустационарных исследований в окрестностях бухты Сомнительной в 1984—1987 гг. Показано, что по теплообеспеченности лета он представляет один из самых холодных вариантов данной подзоны в пределах азиатской Арктики.

В связи с повышенным вниманием, которое в отечественной геоботанической литературе принято уделять характеру плакорной растительности при решении вопроса о зональной принадлежности территории, мною был собран специальный материал по плакорной растительности района бухты Сомнительной. Под плакорами здесь понимаются (умеренно) дренированные суглинистые водоразделы, находящиеся в геохимически автономной позиции. Высокие (4—6 м) террасы, образующие водоразделы приморской равнины и сложенные щебневато-суглинистым (ближе к горам) или суглинистым (в приморской полосе) материалом, по ряду показателей соответствуют плакорным условиям. Однако в целом равнина шириной до 6 км наклонена от подножия гор (около 100 м над ур. м.) в сторону моря и через нее осуществляется сток с южного макросклона Южной гряды (горы Сомнительные), что заставляет относить ее к транзитно-аккумулятивным геохимическим ландшафтам. Однако необходимо учитывать следующие особенности стока через приморскую равнину. 1) Южные склоны гор Сомнительных в значительной степени освобождаются от снега

во второй половине мая, когда сток идет по мерзлой поверхности (немалую роль, вероятно, играет и сухая возгонка снега). 2) В основном равнина образована смыкающимися латерально обширными плосковыпуклыми конусами или, точнее, веерами выноса небольших рек и ручьев, выходящих из узких горных долин. Соседние веера выноса разделены ложбиной стока с галечным руслом, функционирующим весной и осенью и принимающим основной объем стока со склонов гор и их шлейфов (блокирующих этот сток). В пределах же древних вееров выноса (на высоких террасах) имеется система веероводно расходящихся от горловины ущелья неглубоких стоковых западин шириной от 0.5 м до нескольких, по которым и происходит медленный сток в период оттайки и летних осадков. Соседние западины (делли) связаны поперечными «анастомозами» в виде неширoких западин. Они образуют сеть, в ячеях которой, размером 6—20 м (до 100 м) по направлению стока и 3—10 м (до 40 м) поперек, расположены повышенные участки, фактически выключенные из стока (геохимически автономные) и представляющие микроплакоры. 3) В летние месяцы (с начала—середины июля) равнина нередко сильно пересыхает, суглинистые микроплакоры как бы покрываются твердым панцирем.

Добавлю, что высокие террасы (в пределах вееров выноса) со стороны гор сложены древним аллювием и пролювием, обогащенным скелетным материалом (щебнем, слабоокатанной галькой), ближе к морю по извилистой границе эти отложения фациально замещаются суглинистыми или тяжелосуглинистыми с небольшой примесью гальки (возможно, дельтово-морского генезиса?). Древние отложения, а также современный аллювий рек и ручьев, берущих начало в осевой (карбонатной—палеозойской) части гор Сомнительных (р. Сомнительная, ручьи Вьючный и «Предвьючный»), в примыкающей к месту их выхода из гор части вееров выноса обогащены карбонатным материалом (pH 7—8) и несут кальцефитную растительность с господством или согосподством *Dryas integrifolia*, *D. chamissonis*, *Salix rotundifolia*, *Saxifraga oppositifolia*. В примыкающей к побережью «зоне суглинков» pH понижается до 5.8—6.1 (на голых пятнах иногда несколько выше), а в неширокой переходной полосе с гемикальцефитной растительностью pH почвы задернованных участков обычно варьирует между 6.3 и 6.9 (7.0). На выносах ручьев, берущих начало в краевой (некарбонатной, верхнетриасовой) части южного макросклона гор Сомнительных (ручьи Базовый, «Западный»), pH почвы снижен до 5.2—5.7, даже факультативные кальцефиты полностью отсутствуют. В зоне скелетных отложений здесь местами господствуют *Dryas punctata*, *Salix phlebophylla*, также *S. glauca* subsp. *callicarpaea* (доминирует и на карбонатных веерах выноса на сухих малоснежных участках), в примеси — некоторые горные петрофильные виды трав.

Указанные градации в кислотности почвы и ее насыщенности основаниями отражаются во флористическом составе сообществ, включая состав доминантов и содоминантов. Отмечу также, что в «зоне приморских суглинков» различия в растительности вееров выноса карбонатных и некарбонатных рек и ручьев, столь резкие в удаленной от побережья «зоне скелетных отложений», существенно сглаживаются, растительность повсеместно имеет некальцефитный характер (ацидофитный или гемиацидофитный).

На плакоротипных местоположениях в районе исследований (микроплакоры+сеть стоковых западин), как правило, развит двучленный комплекс из весьма контрастных по составу, структуре, динамике и эколого-ценотическим особенностям сообществ, и лишь гораздо реже один из элементов такого комплекса образует «самостоятельно» протяженные контуры.

Характерные признаки зональной арктической тундры прослеживаются как раз в растительности микроплакоров, где формируются трещиновато-пятнистые злаково-разнотравно-ивковые (*Salix reptans*, иногда со значительной примесью *Dryas punctata*, а в гемикальцефитных вариантах — также *Salix*

rotundifolia) мелкомохово (*Ditrichum flexicaule*, *Distichium capillaceum*, в примеси — *Drepanocladus uncinatus*, *Aulacomnium turgidum*)-лишайниковые (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata*, корковые виды) арктические тундры на арктических дерновых почвах с маломощным (0.5—2 см) гумусовым горизонтом и отсутствием видимых признаков оглеения. Гумус корневого происхождения. Отмечается как интенсивное пятнообразование, так и зарастание голых пятен (сначала цветковыми и лишайниками, далее — мхами) — микросукцессионные циклы; голый грунт занимает от 1/5 до 1/3 поверхности. Сеть трещин ограничивает плоские полигоны диаметром ок. 1 м.

Западины заняты мелкопятнисто(5—15 %)-бугорковатыми ивково(те же виды!)-осоковыми (*Carex lugens*) моховыми (*Tomenthypnum nitens* и др.) сырыми тундрами на торфянистой оглеенной гидроморфной или гемигидроморфной суглинистой почве. Основным образователем торфянистой (пронизанной сплетением корневищ и корней) тундровой дернины мощностью 5—20 см является амфиберингийский гипоарктический тундровый вид осоки (*Carex lugens*), покрывающий от 1/2 до 3/4 поверхности субстрата и, вероятно, вытесняющий многие виды, свойственные соседним микроплакорам. Сеть трещин гуще, снятие торфянистой дернины обнажает сизоватые от глея выпуклые блоки суглинка диаметром 30—50 см; пятна зарастают быстрее. Данный структурный тип тундры (и тундровой дернины) свое оптимальное развитие получает южнее, в полосе материковых гипоарктических тундр, здесь же представлен специфическим арктическим подзональным вариантом — с меньшей мощностью тундровой дернины, более разнообразным флористическим составом (с преобладанием криофильных видов трав), содоминированием простратных метаарктических видов кустарничковых ив (*Salix reptans*, *S. rotundifolia*); в составе моховых синузий наряду с типично тундровыми мхами (*Tomenthypnum*, *Aulacomnium*) заметную роль играют виды родов *Ditrichum*, *Distichium*, *Schistidium*, *Tortella*, *Drepanocladus uncinatus*.

Мною проведена табличная обработка массива из 16 описаний растительности микроплакоров и 7 соседних западин. Все описания сразу же были подразделены на 2 группы — сообщества микроплакоров и западин, а в пределах каждой группы расположены слева направо по нарастанию pH. Всего в сводную таблицу описаний вошло 122 вида цветковых, 59 видов мхов, 51 вид лишайников (мхи любезно определены О. М. Афониной, лишайники — А. А. Добрышем; пользуюсь случаем выразить им искреннюю признательность). После исключения части «редких видов», встреченных в 1—2 описаниях без видимой закономерности, в таблице осталось 75 видов цветковых, 70 — споровых (часть определена до рода). В ходе обработки нам не пришлось переставлять столбцы-описания — последние достаточно легко объединились в группы — синтаксоны, выделенные первично с учетом набора содоминант—кустарничков. Перестановка строчек-видов по сходству их распределения по описаниям и их группам дала 9 первичных групп видов, отражающих отношение их к двум плеядам экологических факторов: 1) режиму увлажнения (также типу почв, мощности и характеру тундровой дернины, характеру криогенной динамики и микросукцессий — см. выше); 2) трофности (pH, кислотность почвы, содержание катионов Ca^{++} и Mg^{++}, насыщенность).[1] Об отношении видов к названным плеядам факторов можно судить по их присутствию или отсутствию в сравниваемых вариантах, различию в константности, различию в обилии и(или) проективном покрытии (либо же комбинации названных показателей). Выделяя эти группы, я преследовал цель выяснить, насколько отражается та или иная плеяда факторов на флористическом составе сообществ; учитывались также виды, как бы нейтральные к данной плеяде факторов или к обеим плеядам (виды-интеграторы

---

[1] Из этих показателей в таблице приведены значения pH (водный).

по данной(ым) плеяде(ам)) и виды, дифференцирующие массив описаний по данной плеяде или обеим плеядам. Полный состав 9 групп приведен в таблице. По споровым во многих случаях не было возможности учесть в поле проективное покрытие вида, поэтому таблица разделена на 2 части: 1) цветковые; 2) мхи и лишайники.

9 групп (из которых часть нетрудно подразделить на подгруппы) можно было бы объединить в 3 более крупные группы — по их индикаторной значимости. А. Абсолютные интеграторы (индифферентные виды) — только группа I, Б. Дифференцирующие по одной плеяде факторов (увлажнению — группы II и III, трофности — IV и VII), интегрирующие по другой, В. Дифференцирующие и по увлажнению, и по трофности — группы V, VI, VIII, IX. Если отложить на оси ординат 2 градации увлажнения почвы, а на оси абсцисс — 2 градации трофности, можно предложить следующие графические индексы для каждой группы: I — $\frac{++}{++}$; II — $\frac{++}{--}$; III — $\frac{--}{++}$; IV — $\frac{+-}{+-}$; V — $\frac{+-}{--}$; VI — $\frac{--}{+-}$; VII — $\frac{-+}{-+}$; VIII — $\frac{-+}{--}$; IX — $\frac{--}{-+}$. Ниже кратко рассматриваются выделенные группы с приведением примеров (см. также таблицу).

I. Интегрирующие (индифферентные) виды с повышенной активностью на равнине. 11 видов цветковых, 9 — мхов, 4 — лишайников. Примеры: *Salix reptans* (кустарничек, доминант), *Poa arctica*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Festuca brachyphylla*; *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium alaskanum*, *Thamnolia vermicularis* (характерны и для гипоарктических тундр), *Drepanocladus uncinatus*, *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule* (не характерны для гипоарктических тундр).

II. Предпочитают микроплакоры, интегрируют по трофности. 12 видов цветковых, в основном обитатели голых пятен (*Deschampsia glauca*, *Festuca hyperborea*, *Chrysosplenium wrightii*, *Saxifraga platysepala*), также *Alopecurus alpinus*, *Lloydia serotina*, 5 видов лишайников (*Cetraria nivalis* и др.), 4 — мхов. Не найдены в западинах *Thuidium abietinum*, *Parmelia omphalodes*, *Ochrolechia inaequatula*.

III. Предпочитают западины, интегрируют по трофности. 8 видов цветковых, 7 — мхов, 3 — лишайников. По резкому перевесу покрытия сюда попали основной доминант *Carex lugens* (на микроплакорах встречается одиночными куртинками у более глубоких трещин, здесь же — 50—75 % покрытия) и характерный содоминант *Tomenthypnum nitens* (15—20 % покрытия); листоватые лишайники *Lobaria linita* и *Peltigera aphthosa*. 3 тундрово-болотных вида цветковых встречены лишь в описании № 38 (на обводненной западине).

IV. Предпочитают некарбонатные почвы, интегрируют по увлажненности. 2 вида цветковых (высокоактивная эвритопная *Luzula confusa*, гемистенотопный *Senecio atropurpureus*), 2 — мхов (*Oncophorus wahlenbergii*, *Orthothecium chryseum*), 2 — лишайников (*Cetraria delisei*, *Cladonia amaurocraea*).

V. Предпочитают некарбонатные микроплакоры. 8 видов цветковых, 4 — мхов, 17 — лишайников (максимум их разнообразия!). Среди цветковых выделяется подгруппа видов с общей широкой экологической амплитудой, но явным максимумом по обилию на ацидофитных микроплакорах (*Minuartia macrocarpa*, *Potentilla hyparctica*, *Artemisia arctica*; сходно ведет себя и *Luzula confusa* из группы IV, но она усиливается и на ацидофитных западинах); более равномерно распределены в некарбонатных вариантах *Dryas punctata*, *Pedicularis sudetica* subsp. *novaiae-zemliae*, *Parrya nudicaulis* subsp. *nudicaulis*. Мхи: *Dicranum spadiceum*, *Pohlia cruda*, *Rhacomitrium canescens*, мезоксерофит *Rhytidium rugosum*. В группе лишайников много характерных для тундр видов: *Cetraria islandica*, *C. laevigata*, *Dactylina arctica*, *Sphaerophorus globosus*, *Alectoria ochroleuca*, *Cornicularia divergens*, редкие в районе — *Cladina mytis*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina* и др.

VI. Предпочитают некарбонатные западины. Всего 2 вида цветковых

Сопоставляемые показатели	Настоящие арктические тундры „микроплакоров"							
	Травяно-лишайниково-моховые	Травяно-простратнокустарничковые мелкомохово-лишайниковые						
	Artemis. Potentilletum (acidophyticum)	Reptantisalicetum (non-calciphyticum)						
		artemis. (acido-phyt.)	saussureetosum (hemiacidophyticum)					
pH под дерниной, гориз. A/B	5.3/5.2	5.6/5.7	6.1/6.0	6.0/5.75	6.1/5.9	-/6.0		
pH голых пятен (0-5 см)	5.65	5.7		6.1	6.1	6.0		
Проективное покрытие общее	65-70	90	85	78-80	75	80	76-80	90
Кустарнички		20	18-20	50	40-45	10-15	20-25	40
Злаки	20	15	20	8-10	15	10-15	8	8-10
Осоковые	10	8	5	1-2	+	5-7	3-4	15
Разнотравье	35-40	20	5	8-10	8-10	10	8-10	15-20
Мхи	40	40-45	20-25	10-15	25	20	15	35
Лишайники	25-30	40-45	20	20-25	25-30	25	10	10
Голые (и частично заросшие) пятна	35	10-15	15-18	30(20)	25-30	20-30	25	15
Цветковые растения								
I. Poa arctica	6/c_2	s			sp	s		
Saxifraga serpyllifolia	s		s-g	r	s		s-g	
Salix reptans		20/c_1-g	20/c_3	15/c_3	45/c_3	10-15/c-g	20/c_1-g	
Oxyria digyna		s	r	sp	sp	s	s/sp-g	
Pedicularia verticillata		r			s	r		s/sp
Stellaria ciliatosepala		s	1-2/sp-g		sp	s-g	sp/c	s
Valeriana capitata		s	r	s				
Festuca brachyphylla		s		sp	s	sp	s	s
Ceratstium bialynickii			s	s	s	s	s	s
Saxifraga hirculus			s-g	s	s	sp	sp	sp
S. hieracifolia				r		r	r	r
II. Luzula nivalis	4-5/c_3	4/c_{1-2}	1/c_1	s	sp	r	s	
Alopecurus alpinus	6/c_2	3/c_1	5/c_1	sp	2/sp	1-2/c_1	c/sp	r-g
Deschampsia glauca	7/c_1	3-4/c_1-g	10/c_2-g	4/sp	5/c/sp	1/sp	3/sp/c-g	sp-g
Stellaria edwardsii	3/c_3	s		2/sp	sp			
Festuca hyperborea	s	s	sp	r	r	r	sp	s
Chrysosplenum wrightii		s		r	s	sp	s-r	s
Lloydia serotina		sp	1/c_2	s	s	s	s	sp
Cardamine bellidifolia			r		r	r	r	
Saxifraga platysepala			r		r	r	s-sp	s
Oxygraphis glacialis		r	s					
Sagina intermedia					s	r	s	

					Гемигигрофитные простратнокустарничково-осоковые тундры западин					
					Простратнокустарничково-осоково-моховые					
Rotundifoli-reptantlisalcetum (hemicalciph.)					Salico-Caricetum (non-calciphyticum)			Salico (reptantis + rotundifoliae) - Caricetum hemicalciphyticum		
minuartietosum (subhemicalciphyticum)		puccinellietosum (euhemicalciphyticum)			luzuletos. (acidophyt.)	hemiacidophyticum				
5.8/6.3	6.35/6.0	6.95/6.7	-/7.1		5.9/5.3	6.1/6.0	5.8/-	6.05/6.5	6.7/5.9	
5.8			7.85							
85	90	85	90	75	95	96	100	95	100	85-90
40	30-35	30-35	55-60	45	10	20	10-15	15-20	15	25-30
7-10	20	5	10-15	5	10	1-2	5-10	10	8	8
2	15-17	5	2-3	3	60	65	75	65	70	18-20
10-15	10	13	8	10	10-15	6	2-3	5-7	5-7	10
15-20	65	40	45	45-50	55	35	40	65	55	30-35
30	25-30	30-35	30-35	3-4	10	7-10	5	15-20[x]	5-8[xx]	15-20
20(15)	25(10)	20(15)	15(5)	35(25)	10(5)	7-8(5)		5		15-20
Цветковые растения										
s-g		s	s	sp	sp	s-g	s-g		c_2	sp
s	s	sp	s	s-g		s	r	s		s
$\frac{20}{c_1-g}$	$\frac{15}{c_2}$	$\frac{20}{c_3}$	$\frac{5-7}{sp-g}$	$\frac{40}{c_3}$	$\frac{10}{sp}$	$\frac{20}{c_3-g}$	$\frac{15}{c_2}$	$\frac{12-15}{c_1-g}$	$\frac{9}{c_1}$	$\frac{20-25}{c_3}$
r	c_1	s	sp	s		r		s	s	s-g
r		r	r	s	r	r		s		s-sp
s		c_1		sp	sp-c	$\frac{3}{c_2}$	sp-g		$\frac{1}{sp}$	sp
	s	sp	s	s	sp	r	r		sp	s
r	s	s	sp		r	s-g	r	r		s-g
s	r	s	s	sp	r	s-g	r	s	r	s
	s	sp	sp	s-sp	sp	s	sp	sp	c_1	sp
un				r	s				s	
sp	$\frac{4}{c_1}$	sp	$\frac{2}{sp}$	s	$\frac{2-3}{c-sp}$	sp		$\frac{3}{sp}$		sp
s	$\frac{7}{c_2}$	s	$\frac{3}{c_1}$			$\frac{1}{c_1}$		sp		sp
$\frac{7}{sp-g}$	$\frac{7}{c_1}$	sp	$\frac{3}{c-g}$	$\frac{1-2}{sp-g}$		s	s	s		sp-g
s	$\frac{4-5}{c_1}$	s	$\frac{3}{c_1}$	-		s				s
s	r	s	s	sp		r				s-r
sp	s	s	sp	r	r			s		s
sp	sp	c_1	s	s	sp			r		s
un	r			s				r		r
r			r	sp		r				s
r		r								
sp				r						

Сопоставляемые показатели	Настоящие арктические тундры „микроплакоров"							
	Травяно-пишайниково-моховые	Травяно-простратнокустарничковые мелкомохово-пишайниковые						
		Reptantisalicetum (non-calciphyticum)						
	Artemis. Potentilletum (acidomyticum)	artemis (acidophyt.)	saussureetosum (hemiacidophyticum)					
Saussurea tilesii			s-g	r		s		s
III. Carex lugens	1-2/s	s	3/s-g	s	-	4/sp-g	s-g	10-12/sp-g
Saxifraga cernua					s	r		
Pedicularis sudetica subsp. albolabiata								
Rumex arcticus								
R. pseudoxyria								
Dupontia fisheri								
Hierochloö pauciflora								
Carex stans								
IV. Luzula confusa	4/c_3	4/c_1	s	sp	sp	r	s	s
Senecio atropurpureus	2/c_1	s						r
Saxifraga foliolosa	s			un		s		
V. Artemisia arctica	10/c_3	2-3/c_1		r				
Minuartia macrocarpa	10/c_3	5-7/c_1-g	2/s-g	sp	2/sp	s-g	sp-c-g	2/c-sp
Potentilla hyparctica	5/c_2	sp	s	s	sp	s	s-sp	s
Dryas punctata		r		35/c_3		r		2/s-g
Pedicularis subetica subsp. novaia-zemliae		r	r	s	s	r	r	
Poa malacantha		8/c_1		3/c_1	3/c_1		s-g	
Parrya nudicaulis subsp. nudicaulis		3/sp	s-g				sp-g	sp
Rhodiola rosea		r						r
VI. Artagrostis latifolia			s-g	s		sp	s-g	
Ranunculus sulphureus	s		s			r		
VII. Salix rotundifolia					r			
Senecio frigidus								s
Eutrema edwardsii				r	r	r		s
Parrya septentrionalis		s		s	sp	r		sp
Arctagrostis arundinacea	sp							3/c/sp
Papaver lapponicum		r		s	s			s
Polygonum viviparum			s			r		sp
Papaver paucistaminum					s	r		
VIII. Saxifraga oppositifolia								
Potentilla subvahliana								
Dryas integrifolia								
D. chamissonis				un		r		
Gastrolychnis affinis						r		
Salix glauca subsp. callicarpaea					r		r-g	
Minuartia rubella			r			r	r	

					Гемигигрофитные простратнокустарничково-осоковые тундры западин					
					Простратнокустарничково-осоково-моховые					
Rotundifoli-reptantisalicetum (hemicaliph.)					Salico-Caretum non-calciphyticum			Salico (reptantis + rotundifoliae) - Caricetum hemicalciphyticum		
minuartietosum (subhemicalciphyticum)		puccinellietosum (euhemicalciphyticum)			luzuletos. (acidophyt.)	hemiacidophyticum				
r				s						
r-g	10/9	3/s	s	2/s-g	50/c3	60/c3	75/c3	55/c3	70/c3	18/c3
		r			r	r	s	sp	r	s
			r		r			r	r	
					r			r		
						un				r
								2/sp		
								s		
								5/c2		
s	s	s	sp	s	5/c1	s	r	r		s
					1-2/c1-sp	r	r			
						sp		s	s	
s										
					3-4/sp-g					
2/sp-g	3-4/sp-g	r	s	s-g	sp-g	s		s	r	r-g
s	r	r	s	s	sp-c	s	r/s			r/s.
r			r	s-g		r				
un		r				s				
s	s		s							s-g
				r	sp					
					4/c1					
	sp					sp-g	sp	s		
r					s	s/r	r	s		r
20/c3	20/c3	15/c3	25/c3	3/c1				4-5/c3	6/c3	5/c3
r	r	2/c1	s	1/sp				s	3/c1	sp
r	s	sp	sp	s		r		s	sp	sp/c
sp	1/sp	1/sp	1sp-g	2/c1		s	s/r	s	3/c1	3/c1
		s	sp	sp-g					3/c1	2/sp
r	s	s	sp	s		un		r	r	s-g
s-g	s	s	s	s-sp	s	s	r	r		sp/c
r	s		s	s			r		r	s/sp
			r	s-g						
		s	r							
			20/c3							un-g
			r	5/sp-g						
		r	r							
			2/s-g	s-g						un-g
		s	s							s-sp

Сопоставляемые показатели	Настоящие арктические тундры „микроплакоров"							
	Травяно-лишайниково-моховые	Травяно-простратнокустарничковые мелкомохово-лишайниковые						
	Artemis. Potentiletum (acidophyticum)	Reptantisalicetum (non-calciphyticum)						
		artemis (acidophyt.)	saussureetosum (hemiacisophyticum)					
Luzula tundricola			r			r		s
Draba barbata							s/r	s
Astragalus alpinus subsp. arcticus								s-g
Puccinellia wrightii								
Artemisia borealis					r			
Draba subcapitata				r				
Poa pseudoabbreviata				r		r		
Oxytropis wrangelii								s-g
Carex misandra				r	r	r	r	
Androsace chamaejasme ssp. arctisibirica			s-g		s		s	s
IX. Trisetum spicatum								
Saxifraga caespitosa						s		s/r
Мхи и лишайники								
I. Aulacomnium turgidum	+	2	1-2	2	2	+	3-4	5
Distichium capillaceum		+	+		+			+
Ditrichum flexicaule	+	+	+		+	12		+
Drepanocladus uncinatus	+	3-4	+	2	3			
Hylocomium alascanum	+	+	+	+		+		15
Campylium sp.		+	+					
Bryum sp.		+		+	+	+		
Tortula ruralis	+	10.						
Cladonia macroceras	+	1-2	+	+	+	+		
Thamnolia vermicularis	4	5-7	4-5	5	4	+	2-3	2-3
Stereocaulon alpinum				+				
Pertusaria bryontha					+			
Timmia sp.	+			+				
II. Schistidium strictum	8	2-3	+	1	5	.		
Polytrichum alpinum	+	1	+	+	+			
Thuidium abietinum	+	+			3			
Brachythecium velutinum				+				
Cetraria nivalis	+	1	+	+	+	+	+	+
Cladonia pyxidata	+			+	+	+	+	
Pertusaria sp.				+	+			
Parmelia omphalodes				2	+			
Ochrolechia inaequatula	15					+		
III. Tomenthypnum nitens	+	8	3		5	3	5	3
Lobaria linita.								
Peltigera aphtosa								+

					Гемигигрофитные простратнокустарничково-осоковые тундры западин					
					Простратнокустарничково-осоково-моховые					
Rotundifoli-reptantisalicetum (hemicalciph.)					Salico-Caricetum (non-calciphyticum)			Salico (reptantis + rotundifoliae) - Caricetum hemicalciphyticum		
minuartietosum subhemicalciphyticum		puccinellietosum (euhemicalciphyticum)			luzuletosum (acidophyt.)	hemiacidophyticum				
		r	s	r						s
r	r	s	s	sp						r
	s	sp	sp	1/sp						s-g
s		s	2/sp	sp-g						
s		r	r	r						
r		r	r							r
s	r	r	s	s-g				r		s/r
	r	r		s-g				r		
s	3/sp	s	sp	r					r	s
s	s	s	s	r-g	r					
				r				r	r	r
		r		s/r			r	r	r	r
					Мхи и лишайники					
10	+	5	4		+	+	+	2	3	+
[illegible]	+	2-3		+			+	3		
[illegible]	40	3-4	+	+	+	+	3	4	3	
[illegible]		5-6		+	3-4	+	10		8	
	+	+	+		+	+	3	+	+	+
					+		+	+		
		+	+			+	+		6	
		+	4					+	2	
		+			1	+		+		
7	+	8	+	3-4	5	+	2	4	3	4-5
			+		2			+		
7							+			
	+	+						+		
	+	3	15		5-10		+	+		
		+	+		+				2	
	+	+								
	+									
		10	+	+	+		+		+	3
	+	+	+		+			+	2	
	+	+								
7			+							
		5								
		10		+	15-20	+	15	15-20	15	+
					+					
							+	+	+	

Сопоставляемые показатели	Настоящие арктические тундры „микроплакоров"							
	Травяно-лишайниково-моховые	Травяно-простратнокустарничковые мелкомохово-лишайниковые						
	Artemis-Potentiletum (acidophyticum)	Reptantisalicetum (non-caliphyticum)						
		artemis (acidophyt.)	saussureetosum (hemiacidophyticum)					
IV. Oncophorus wahlenbergii	8	3-4		+		+	+	
Orthothecium chryseum		+					+	
Cetraria delosei	2							
Cladonia amaurocraea	+		+					
V. Dicranum spadiceum	5		+	2		+		
Pohlia cruda	+	+			+			
Rhacomitrium canescens		+		+				
Rhytidium rugosum	+	+		+	3			
Cetraria cucullata	3	2-4	3-4	4		+	2	+
C. islandica		1-2	+	+		+		
C. laevigata	+	2-4	3-4			2		
Dactylina arctica	3	2	+	+		+		
Nephroma expallidum		+	+	+		+	+	
Ochrolechia frigida		7-8	+		+	4		
Sphaerophorus globosus	+	+		+		+	+	
Alectoria ochroleuca		+	+	+				
Cornicularia divergens		1-2		+				
Cladonia mitis	3					+		
C. coccifera	+			+				
Stereocaulon sp.		+			+			
Bryoria nitidula		+						
Cladina arbuscula				+				
C. rangiferina	+							
Hypogymnia subobscura		+						
Psoroma hypnorum		+						
VI. Группа не представлена среди споровых								
VII. Tortella tortuosa			3-4			+	+	
Entodon concinnum								
VIII. Encalypta rhabdocarpa					+		+	
Barbula asperifolia					5			
Tortella arctica								
Schistidium holmenianum								
Lecanora epibryon								
Physconia muscigena								
IX. Climacium dendroides								
Drepanocladus sendtneri								
Encalypta alpina								
Eurhynchium pulchellum								
Philonotis sp.								
Stereocaulon rivulare								
Cladonia lepidota								
C. subfurcata								

П р и м е ч а н и е.

[1] Принятые сокращения: c – cop – copiosae, sp – sparsae, s – sol – solitariae,

[2] Данные по составу споровых к описаниям 63 и 64 неполные (по полевым записям).

[x] Nostoc 15-20%.

[xx] Nostoc 15%.

					Гемигигрофитные простратнокустарничково-осоковые-моховые тундры западин					
					Простратнокустарничково-осоково-моховые					
Rotundifoli-reptantisalicetum (hemicalciph.)					Salico-Caricetum (non-calciphyticum)			Salico (reptantis + rotundifoliae) – Caricetum hemicalciphyticum		
minuartietosum (subhemicalciph.)		puccinellietosum (euhemicalciphyticum)			luzuletos. (acidophyt.)	hemiacidophyticum				
3					2–3	+		+		
						17		+		
					4–5					
					1		+			
								+		
	+	4	2		2		+	+	2	3
+										
+										
	+									
					1–2	+				
+							+			
7			+			+				
								+		
+										
15		10						8		5
			+					+		
	+	+	+							
									+	
+		+	+							
			15							
5										
		5	+							
			+							
								+		
								5		
								+		
								+		
								+		
									2	
							+			
							+			

r – rar – rarissimae, g – gr – gregariae.

(*Arctagrostis latifolia*, *Ranunculus sulphureus* — максимум по константности и покрытию), ни одного вида споровых.

VII. Предпочитают гемикарбонатные (умеренно обогащенные карбонатом кальция) субстраты, интегрируют по увлажненности. 8 видов цветковых (содоминант *Salix rotundifolia*, *Senecio frigidus*, *Parrya nudicaulis* subsp. *septentrionalis*, *Eutrema edwardsii*, *Papaver paucistaminum* и др.), 2 вида мхов (*Entodon concinnus* (низкая константность), *Tortella tortuosa* (заходит и на гемиацидофитные микроплакоры).

VIII. Предпочитают гемикарбонатные микроплакоры. 18 видов цветковых, 4 — мхов (обычны *Encalypta rhabdocarpa*, *Barbula asperifolia*, редки *Tortella arctica*, *Schistidium holmenianum*), 2 лишайников (эвриксерофиты *Lecanora epibryon*, *Physconia muscigena*). Из цветковых особо характерны *Puccinellia wrightii* subsp. *colpodioides* (голые пятна), *Carex misandra* (в гемиацидофитных вариантах встречается, но с ничтожным обилием), *Draba barbata*, *Astragalus umbellatus* и др. Более высокая встречаемость на гемикарбонатных микроплакорах *Poa pseudoabbreviata*, *Artemisia borealis*, *Salix glauca* subsp. *callicarpaea*, *Androsace chamaejasme* subsp. *arctisibirica* и других, вероятно, объяснима повышенным содержанием в почве скелетного материала (по сравнению с «зоной суглинков»; см. выше). Облигатные кальцефиты *Saxifraga oppositifolia*, *Dryas integrifolia* и другие отмечены в экотонных вариантах при pH близком к 7.

IX. Предпочитают гемикарбонатные западины. 3 вида цветковых имеют на них наибольшую встречаемость (*Trisetum spicatum*, *Saxifraga caespitosa*, *Gastrolychnis apetala*); 6 видов мхов встречены только в описании № 38 (наиболее обводненная ложбина стока; там же 3 болотных вида цветковых, отнесенных выше к группе III); 3 вида лишайников встречены каждый только в одном описании.

В целом сводная матрица описаний микроплакоров и западин имеет континуальную структуру — не только за счет наличия не очень богатой группы высокоактивных видов («абсолютных интеграторов»), но и за счет того, что в группах дифференцирующих видов преобладают случаи не строгой приуроченности (верности), а скорее предпочтения (повышения константности и(или) обилия). Группы видов, предпочитающих микроплакоры, намного богаче таковых западин, что отчасти можно объяснить бо́льшим объемом соответствующей выборки, но отчасти, по-видимому, связано с ценотическим давлением (в пределах западин) эдификатора *Carex lugens* (многие характерные виды микроплакоров приурочены к голым пятнам — свежим или зарастающим). В группе дифференцирующих видов гемикальцефитных сообществ преобладают цветковые (часть из них явно чувствительна к скелетности субстрата), среди таковых некарбонатных микроплакоров — лишайники. Оба крупных эколого-структурных класса сообществ (микроплакоров и западин) существенно различаются и комплексом дифференцирующих видов.

Учитывая ограниченный объем выборки (недостаточность числа описаний для строго ацидофитных микроплакоров и особенно для западин), я могу лишь более или менее эскизно наметить классификацию плакоротипной растительности побережья бухты Сомнительной — как проект, подлежащий проверке и корректировке на большем материале. В полном объеме классификация сообществ района (на уровне ассоциации) проводится С. С. Холодом. Наши схемы, хотя и могут быть согласованы без особого труда, отличаются объемом основных синтаксонов — ассоциаций; в предлагаемой схеме, разработанной с помощью табличной обработки описаний, более полно учтены (и более высоко оцениваются) флористические различия сообществ; сравнение обеих схем будет возможно после их публикации. Ниже кратко охарактеризованы основные ступени классификационной схемы, принятой в этой работе.

Выше уже отмечалось, что я склонен оценить структурно-фитоценотические различия растительности микроплакоров и западин высоким рангом: подтип

растительности (или класс формаций). Первый (зональный для данного района) подтип можно провизорно обозначить как «настоящие арктические тундры» (пятнистые тонкодерниинные простратнокустарничково-травяные и травяные мелкомохово-лишайниковые), сюда относятся сообщества микроплакоров. Второй подтип — «гемигигрофитные кустарничково-осоковые моховые тундры», к которым отнесена растительность стоковых западин. Для второго подтипа характерно формирование торфянистой дернины, «арматуру» которой образуют корневища осоковых и многолетние побеги кустарничков, заполнителями же («цементом») являются, в значительной степени, тундровые мхи; дернина обычно составляет только часть деятельного слоя почвы, корни эвтрофных видов трав уходят в ее минеральные горизонты.

Следующая основная категория единиц (формации) в противоположность господствующей в нашей литературе традиции и в соответствии с решением II (Брюссельского) Ботанического конгресса установлена по сочетанию господствующих биоморф (экобиоморф).[2] Основной массив описаний микроплакоров (15 из 16) принадлежит одной формации: травяно-простратнокустарничковых тундр, и лишь одно описание (№ 31 — на веере выноса руч. Базового) с полным выпадением всех видов кустарничков и самым низким значением pH исходя из принятых критериев должно быть выделено в другую формацию, менее типичную для данной подзоны: «травяные лишайниково-моховые тундры». В природе ему соответствует довольно крупный контур на левобережье ручья «Сухого Восточного». Во флористическом отношении оно примыкает к группе ацидофитных описаний № 26 (1985 г.), № 99 и 100 (1987 г.), сделанных на веере выноса ручья «Западного» (правобережье ручья Сухого Западного), но отличается отсутствием многих обычных в них, а также на гемиацидофитных микроплакорах видов, максимальным обилием *Poa arctica*, *Senecio atropurpureus*, *Artemisia arctica*, *Potentilla hyparctica*. Ему соответствует провизорно выделяемая (до получения дополнительного материала) ассоциация Artemisio arcticae—Potentilletum hyparcticae (acidophyticum). Первая же формация объединяет две ассоциации, различающиеся набором содоминантов и флористическим составом, включая комплекс индикаторов трофности: Reptantisalicetum (non-calciphyticum) и Rotundifoli-reptantisalicetum (hemicalciphyticum): первая характерна для «зоны суглинков» вееров выноса как некарбонатных ручьев, так и карбонатных, вторая — только для карбонатных вееров выноса, причем для их переходных (гемикарбонатных) полос.

В пределах некальцефитной ассоциации Reptantisalicetum намечаются 2 крупных подразделения: ацидофитное (на веере выноса ручья Западного) с резким повышением обилия диагностической группы видов, полным отсутствием гемикальцефитов, и гемиацидофитное («зона суглинков» карбонатных «вееров») с меньшим обилием типичных ацидофитов, спорадическим захождением факультативных кальцефитов. Провизорно мы оцениваем эти синтаксоны рангом субассоциации: artemisietosum arcticae (acidophyticum) и saussureetosum tilesii (hemiacidophyticum). В рамках второй субассоциации можно было бы выделить спорадически встречающийся вариант с содоминированием или даже доминированием *Dryas punctata* (без других отличий в составе); интересно, что в центре острова (верховья р. Неизвестной) в растительности микроплакоров или их аналогов *D. punctata* и *Salix reptans* устойчиво содоминируют, на побережьях же роль дриады точечной в растительном покрове снижена.

В пределах гемикальцефитной ассоциации Rotundifoli-reptantisalicetum также выделены 2 субассоциации: субгемикальцефитная minuartietosum macro-

---

[2] Если основная экобиоморфа в данном классе сообществ представлена всего одним видом, то такая формация по объему совпадает с традиционной — «доминантной»; в случае же полидоминантных сообществ установление формаций по виду основного доминанта представляется искусственным приемом.

carpae (где типичные кальцефиты отсутствуют, зато представлены ацидофиты, среди них *Minuartia macrocarpa* довольно обильна; максимальные отметки pH в профиле почвы задернованных участков 6.3—6.35, минимальные — 5.8—6.0; описания № 22 и 37) и эвгемикальцефитная puccinellietosum wrightii (на голых пятнах регулярно встречается в заметном обилии *Puccinellia wrightii* subsp. *colpodioides*; спорадически встречаются эвкальцефиты *Saxifraga oppositifolia*, *Dryas integrifolia*, *D. chamissonis*; ацидофиты отсутствуют; максимальные значения pH 6.95—7.1, на голых пятнах — до 7.85, минимальное — 6.7; описания № 28, 40, 64). Вся ассоциация характерна для экотона между «зоной скелетного аллювия (пролювия)» и «зоной суглинков» карбонатных вееров выноса, субассоциации замещают одна другую по градиенту pH.

Второй подтип растительности в рассмотренной совокупности описаний представлен единственной формацией — гемигигрофитных простратнокустарничково-осоковых моховых тундр, типичной для подзоны арктических тундр. Имеющийся в моем распоряжении очень небольшой массив описаний (всего 7) вместе с наблюдениями в природе позволяет провизорно наметить к выделению две ассоциации — некальцефитную Salico reptantis—Caricetum lugentis и гемикальцефитную Salico reptantis-rotundifoliae—Caricetum lugentis (описания № 38, 29, 63 — в комплексе с № 37, 28, 64 на микроплакорах; № 63, с меньшим покрытием осоки, представляет более редкий на равнине не западинный контур). В первой ассоциации намечаются 2 субассоциации: ацидофитная luzuletosum confusae (описание № 27 — в комплексе с № 26, на веере выноса ручья Западного) и гемиацидофитная (описания № 17 Юрцева и 5А Полозовой — в комплексе с № 16 и 5Б на веере выноса р. Сомнительной). Их отличия видны из таблицы. (Замечу, что в таблицу из-за ее ограниченного объема не включены описания 5А и 5Б Полозовой, относящиеся к гемиацидофитному варианту микроплакоров и западин, и 99—100 Юрцева, относящиеся к ацидофитным микроплакорам).

Обоснование данной классификационной схемы потребует привлечения дополнительных описаний; однако выявленные закономерности в распределении групп видов (включая доминантов) по градиенту pH и увлажнения позволяют предположить, что основные синтаксоны данной провизорной схемы должны сохраниться (с уточнением характеристики каждого). Так, описания № 99 и 100, сделанные дополнительно в 1987 г., полностью соответствуют диагностическим признакам субассоциации Reptantisalicetum artemisietosum (acidophyticum), выявленной первоначально по единственному описанию № 26.

ЛИТЕРАТУРА

Петровский В. В. Очерк растительности острова Врангеля // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 742—751. — *Юрцев Б. А.* Роль исторического фактора в освоении растениями экстремальных условий подзоны арктических тундр (на примере острова Врангеля) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1436—1447.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 VI 1988.

SUMMARY

A 5—6 km wide southern coastal plain in the Wrangel Island, belonging to the arctic tundra subzone (Yurtsev, 1987), is crossed by a net of swales which surround elevated, geochemically autonomic small areas — microplakores, 6—20 (100) m long, 3—10 (40) m wide. The microplakores bear a zonal trough-spot grass-herb-willow moss-lichen tundra on arctic sod authomorphic soils with no gleyic horison. In swales, it is replaced by a hummock-spot willow-sedge (*Carex lugens*) moss (*Tomenthypnum nitens*) tundra on hydromorphic or hemi-hydromorphic peaty-gleyic soils. Both syntaxa are referred to as different subtypes of the tundra type of vegetation. The processing of the matrix of standard plot descriptions has permitted to subdivide each of the major syntaxa into 2 associations (some of them with subordinated units), corresponding to the gradations of soil acidity versus calcium suturation (the non-calciphytic associations: acidophytic and hemi-acidophytic; the hemicalciphytic ones: subhemicalciphytic and euhemicalciphytic). The units differ from one another by the set and/or the significance values of differential species, including subdominants (e. g. in the non-calciphytic associations — *Salix reptans*, in the hemicalciphytic ones — the same species associated with *S. rotundifolia*).

УДК 537.533.35 : 539.22 : 581.331.2 : 582.547.1

В. Ф. Тарасевич

УЛЬТРАСТРУКТУРА ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН РОДА *ANTHURIUM* (*ARACEAE*) В СВЯЗИ С СИСТЕМАТИКОЙ

V. F. TARASEVICH. POLLEN GRAIN ULTRASTRUCTURE IN THE GENUS *ANTHURIUM* (*ARACEAE*) IN CONNECTION WITH ITS SYSTEMATICS

Проведено сравнительное изучение морфологии пыльцы 34 видов рода *Anthurium* из разных секций с использованием светового и электронных сканирующего и трансмиссионного микроскопов. Выделено 4 морфологических типа пыльцевых зерен с 7 подтипами на основании характера скульптуры, которая может быть сетчатой с шипами или без шипов, бугорчатой, сетчато-бугорчатой и гладкой. Установлена гетерогенность секций рода по палинологическим признакам.

Показано, что род *Anthurium* занимает обособленное положение в подсем. *Pothoideae* и в целом в сем. *Araceae*. По наличию поровых апертур он является уникальным в семействе. Высказывается предположение о вторичном происхождении поровых апертур. Ультратонкое строение слоев оболочки пыльцевых зерен рода *Anthurium* также имеет особенности, отличающие его от других родов подсем. *Pothoideae*.

Интерес к изучению палиноморфологии рода *Anthurium* связан с тем, что он входит в состав самого примитивного среди ароидных подсем. *Pothoideae* и выделяется в особую трибу *Anthurieae*. По строению пыльцевых зерен этот род является наиболее эволюционно подвинутым не только в подсем. *Pothoideae*, но и в целом в сем. *Araceae*.

Род *Anthurium* — один из самых крупных (более 700 видов) в сем. *Araceae*. Антуриумы — преимущественно травянистые растения и очень редко древовидные. Они произрастают по всей тропической и субтропической Америке.

В систематическом отношении род весьма своеобразен и сложен. Известны две большие обработки рода *Anthurium*, выполненные A. Engler в разные годы. Одна из них включает 160 видов (Engler, 1879), вторая (более полная) содержит около 300 видов (Engler, 1905). В последней род *Anthurium* подразделен на 18 секций, разных по объему.

Литературные данные о морфологии пыльцевых зерен рода *Anthurium* незначительны и не дают представления об их особенностях и разнообразии. Впервые описание пыльцевых зерен *Anthurium andreanum* Linden приведено Л. А. Куприяновой (1948). Позже краткое описание пыльцевых зерен 3 видов было дано G. Erdtman (1952), из которого следует, что их скульптура может быть как сетчатой, так и гладкой. В монографической обработке пыльцы сем. *Araceae* в целом, выполненной G. Thanikaimoni (1969), приводятся микрофотографии пыльцевых зерен 6 видов *Anthurium*. В перечисленных работах пыльца этого рода исследовалась только с помощью светового микроскопа (СМ). В статье S. Chanda и J. Rowley (1967) впервые дается ультратонкий срез, выполненный через апертуру пыльцевого зерна с использованием трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ).

Пыльцевые зерна видов рода *Anthurium* имеют очень мелкие размеры, поэтому изучение их с помощью СМ представляет большую сложность. Проведенное нами исследование с использованием сканирующего и трансмиссионного электронных микроскопов позволило выявить тонкие ультраструктурные осо-

Основные морфологические признаки пыльцевых зерен рода *Anthurium*

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Диаметр поры, мкм	Число пор	Толщина экзины, мкм	Скульптура в СЭМ	Исследованные образцы	Деформация, %	Секция по Engler, 1905
Тип I, подтип 1									
Anthurium variabile Kunth	23.6—26.6 (30.2)	21.4—23.5	3.5—4.7	(2, 3) 4	1.7—2.0	Сетчатая, разноячеистая, ячеи овальные и округлые, на дне ячей видные слившиеся бугорки	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	88	XVIII
A. leuconeurum Lem.	20.0—24.3	19.9—20.6	2.9—4.8	4, 5	1.7	Сетчатая, ячеи округлые, иногда сливающиеся, неопределенных очертаний	То же	43	XIII
A. longifolium (Hoffmsg.) G. Don	20.1—23.0	18.2	2.7—3.7	(3) 4 (5)	1.3	Сетчатая, ячеи сетки разной величины, чаще округлые или овальные, на дне ячей видны одиночные или слившиеся бугорки	» »	92	X
A. andreanum Linden	19.5—23.3	15.3—18.2	2.2—3.8	(2) 4, 5 (6)	1.6—1.9	Сетчатая, ячеи округлые, реже овальные, изредка соединенные по 2—4, просветы равны или шире стенок ячей, поры погруженные	» »	55	XVI
A. lindenianum C. Koch et Augustin	20.4—25.4	14.6—20.0	2.4—3.0	7, 8 (9)	1.3	Сетчатая, ячеи варьируют по величине от мелких до крупных, на дне ячей видны одиночные или слившиеся по нескольку бугорки	» »	88	XIV
A. magnificum Linden	16.9—21.5	13.4—17.3	1.7—3.7 (4.0)	(3) 4 (5)	1.3	Сетчатая, ячеи округлые, варьирующие в размерах, просветы шире стенок, на стенках видны разбросанные очень мелкие бугорки	» »	70	XIII
A. elegans Engl.	20.0—22.0	18.1—20.4	3.0—4.1	3, 4	1.1	Сетчатая, разноячеистая, ячеи округлые и овальные, просветы равны ширине стенок ячей	» »	80	XVIII
A. acaule (Jacq.) Schott	16.8—18.0	14.7—16.6	2.8—3.4	1—3	1.2	Сетчатая, ячеи некрупные, разных размеров, округлые или слегка овальные, стенки у́же или равны просветам	Palmer Mameyes (Puerto Rico), N13373, 1967, T. G. Hartley	64	IV
A. ellipticum C. Koch et A. Bouché	14.2—20.0	12.8—14.5	2.6—3.9	3, 4	0.9—1.0	То же	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	94	IV

Таблица (*продолжение*)

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Диаметр поры, мкм	Число пор	Толщина экзины, мкм	Скульптура в СЭМ	Исследованные образцы	Деформация, %	Секция по Engler, 1905
A. scherzerianum Schott	18.5—25.0 (27.4)	20.2—22.8	3.8	(4) 5—8	1.7—1.9	Сетчатая, ячеи угловатые и угловато-округлые, просветы шире стенок	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	86	III
A. araliaefolium Verschaffelt	20.0—25.2	22.5	4.0—4.3	5 (6) 7	1.2	Сетчатая, ячеи округлые, просветы равны стенкам	То же	88	XVII
A. nymphaeifolium C. Koch et A. Bouché	20.7—22.4	24.6—27.1	2.5	3	1.4	Сетчатая, просветы равны ширине стенок, ячеи округлые	Venesuela, Colonia Tovar, 1926, G. Woronow	97	XIV
Тип I, подтип 2									
A. macrolobium hort.	23.5—27.8	28.0—29.2	4.5	1, 2	0.9—1.1	Сетчатая, ячеи щелевидные, реже округлые, с широкими стенками, узкими просветами	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	98	XIII
A. inconspicuum N. Br.	18.2—22.0	15.3—17.5	3.2—5.6	2—4	1.9	Сетчатая, ячеи мелкие, стенки шире просветов; ячеи, выстраиваясь, образуют извилистость	То же	88	X
A. martianum C. Koch et Kolb	20.0—24.1	18.0—20.2	3.5	3 (4)	1.6	Сетчатая, ячеи разные в очертании, преобладают извилистые	» »	41	IV
Тип I, подтип 3									
A. podophyllum (Cham. et Schlechtd.) Kunth	26.0—34.4	24.5—30.0	2.2—5.8	(4, 5) 6—9	1.1—1.3	Сетчатая, стенки ячей широкие, просветы небольшие, овальные	» »	95	XVIII
A. olfersianum Kunth	20.0—26.1	(15.5) 17.3—23.0	3.7—5.7	(2) 3, 4	1.6	Сетчатая, просветы ячей небольшие, округлые, стенки широкие	» »	80	X
A. crassinervium (Jacq.) Schott	20.3—25.1	17.8—19.0	2.9—3.5	(4) 5, 6 (7)	1.8	Сетчатая, однородная, просветы ячей небольшие, округлые, стенки широкие	» »	91	XV
A. veitchii Mast.	19.0—22.5	17.1—20.4	1.8—2.3	4—6	1.5	Сетчатая, ячеи с широкими стенками, округлыми просветами	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	91	XV
A. brachygonatum Schott	18.0—23.0 (26.1)	17.7—20.0	3.0—4.5 (5.8)	3, 4	1.6—1.8	Сетчатая, ячеи с широкими стенками, узкими просветами	Mexico, Monte de San Pablo, 1931, G. Woronow	89	IV

Таблица (*продолжение*)

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Диаметр поры, мкм	Число пор	Толщина экзины, мкм	Скульптура в СЭМ	Исследованные образцы	Деформация, %	Секция по Engler, 1905
					Тип II, подтип 1				
A. scandens (Aubl.) Engl.	19.2—22.9	17.0—18.1	2.3—2.8	5, 6	2.4	Сетчатая, ячеи более или менее равновеликие, просветы равны ширине стенок ячей, на стенках редко расположены шипы с оттянутыми концами	Оранжерея БИНа, 1984, Тарасевич	—	I
A. hookeri Kunth	(15.6) 16.8—22.4	13.8—17.0	2.8—3.9	4, 5	1.1	Сетчатая, ячеи мелкие, почти одинаковые, иногда образуют извилистость, просветы равны стенкам ячей	То же	43	IV
A. amoenum Kunth	15.2—19.5	14.0—14.2	2.0—2.3	3—6	1.5	Сетчатая, ячеи мелкие, округлые или овальные, стенки покрыты мелкими шипами	Venesuela, Colonia Tovar, 1921, G. Woronow	51	VIII
					Тип II, подтип 2				
A. bakeri Hook.	19.9—25.9	17.1—19.8	2.8—3.9	2, 3 (4)	2.2	Сетчатая, ячеи округлые или слегка овальные, на стенках мелкие шипы	Оранжерея БИНа, 1985, Тарасевич	98	XI
A. wildenowii Kunth	16.2—19.2	14.1—16.0	2.0—3.4	2, 3	1.3	Сетчатая, ячеи более или менее одинаковые, округлые или овальные, стенки ячей покрыты короткими шипами	Южная Америка, коллектор неизвестен	64	X
					Тип II, подтип 3				
A. harrisii (Grah.) Endl.	14.0—18.9	12.1—16.5	3.0—5.1	3—5	1.7	Сетчатая, ячеи одинаковые, округлые или слегка овальные, стенки ячей густо покрыты длинными шипами с остро оттянутыми концами	Herb. Fischer	97	X

Таблица (*продолжение*)

Вид	Экваториальный диаметр, мкм	Полярная ось, мкм	Диаметр поры, мкм	Число пор	Толщина экзины, мкм	Скульптура в СЭМ	Исследованные образцы	Деформацил, %	Секция по Engler, 1905
A. gracile Lindl.	18.5—22.3	17.8—20.1	1.7—2.2	2—4	1.5—1.7	Сетчатая, ячеи более или менее одинаковые, стенки их густо покрыты шипами в виде ворсинковидных выростов, часто изогнутых	Ex Horto Bot. Petropolitano	95	VI
Тип II, подтип 4									
A. pedato-radiatum Schott	21.8—26.5	19.1—21.4	2.8—4.5	5—7	1.9	Складчато-сетчатая, преобладает складчатость, просветы ячей округлые или извилистые, узкие, шипы мелкие, равномерно расположенные	Оранжерея БИНа, 1984, Тарасевич	85	XVII
Тип III									
A. hybridum hort.	17.5—23.4	16.5	3.3—4.0	3, 4	1.8	Бугорчатая, бугры разной величины и формы, от округлых до вытянутых, переходящих в короткие гребни	Ex Horto Bot. Petropolitano	94	XVI
A. crystallinum Linden et André	18.0—25.5	17.7—20.0	2.7—3.6	2, 3 (4)	1.6	Сетчато-бугорчатая, бугры нечетко оформленные, чередуются с перфорациями	Оранжерея БИНа, 1983, Тарасевич	95	XIII
A. aemulum Schott	15.5—17.1	13.5—16.4	2.8—4.4	3—5	1.0—1.4	Сетчато-бугорчатая, бугры нечетко оформленные, имеют вид наплывов	Mexico, Karwinsky	86	XVIII
A. binotii Linden	19.1—23.3	20.1—26.4	2.0—2.8	5—7	1.2	Сетчато-бугорчатая, просветы ячей небольшие, стенки широкие, бугры в виде вздутий	Ex Horto Bot. Petropolitano	98	X
Тип IV									
A. radicans C. Koch et Haage	27.5—29.1	26.1—28.9	3.8—4.1	5—7	1.4	Поверхность гладкая	Brasilia, коллектор неизвестен	99	XIV
A. digitatum (Jacq.) G. Don	25.2—26.4	24.4—26.4	4.1—5.4	(4) 5, 6	1.0	То же	Herb. Fischer	92	XVIII

бенности оболочки пыльцевых зерен у видов этого рода и показало удивительное разнообразие скульптурного рисунка их поверхности. Анализ полученных нами данных позволил выделить 4 морфологических типа пыльцевых зерен с 7 подтипами.

Материал и методика

Материал для исследования отбирали с живых растений из оранжерей Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, а также из гербария с таким расчетом, чтобы можно было получить представление в целом о разнообразии пыльцевых зерен рода *Anthurium* и охарактеризовать секции. За основу была взята система Энглера. В статье представлены данные по 13 секциям из 18 (по 1—6 видам из каждой). В таблице приведены результаты изучения пыльцы 34 видов *Anthurium*, где в последней графе цифрой указан номер секции так, как она дана у Энглера. Для просмотра и измерений всех параметров пыльцевых зерен с помощью СМ материал был обработан ацетолизным методом по Erdtman (1952). Поверхность пыльцевых зерен изучали с помощью сканирующего электронного микроскопа JSM-35. Для исследования в трансмиссионном электронном микроскопе пыльники предварительно фиксировали глутаральдегидом. Ультратонкие срезы, полученные на ультратоме Рейхерта, контрастировали на сеточках уранил-ацетатом и нитратом свинца и изучали в трансмиссионном электронном микроскопе Tesla BS-500.

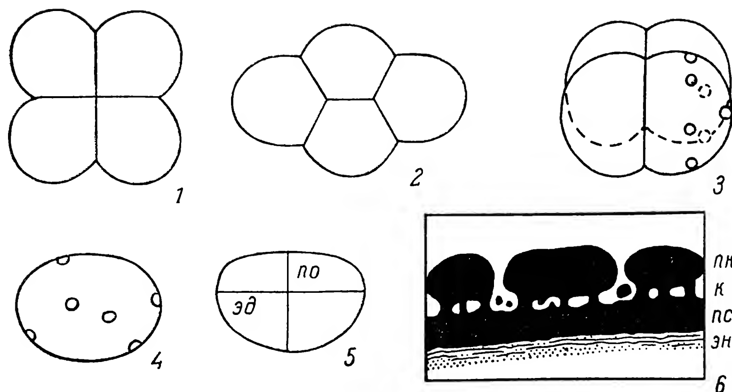
Результаты исследования и их обсуждение

Представители рода *Anthurium* обладают уникальными в сем. *Araceae* многопоровыми пыльцевыми зернами слегка эллипсоидальной или почти шаровидной формы, несколько сплющенными по полярной оси, овальными в очертании с экватора, с разнообразной орнаментацией экзины (табл. I, *3—7*, *11—13*; II, *3—8*). Число пор варьирует от (1) 2 до 9 у разных видов. Наибольшим числом (6—9) пор обладают *A. lindenianum* и *A. podophyllum* (см. таблицу).

При исследовании препаратов под световым микроскопом в некоторых случаях нам удалось среди зрелых пыльцевых зерен обнаружить нераспавшиеся квадратные и ромбические тетрады. Известно, что пыльца покрытосеменных растений обычно рано созревает в пыльниках и найти ее на стадии тетрады довольно трудно. При изучении тетрад *Anthurium* было выявлено, что поры пыльцевых зерен располагаются на дистальной стороне на разном расстоянии друг от друга, несколько пор размещены почти по экватору или немного смещены на дистальную полусферу, 1—3 поры находятся в центре ее (см. рисунок).

Несмотря на то что удалось изучить пыльцу лишь у сравнительно небольшого числа видов этого крупного рода, выявилось значительное разнообразие скульптуры поверхности пыльцевых зерен, характер которой является основным таксономическим признаком при различении видов. Поверхность пыльцевых зерен может быть сетчатой, сетчато-бугорчатой, бугорчатой и гладкой. Наиболее широко распространенной скульптурой в исследуемом роде является сетчатая. Ею обладает пыльца большинства изученных видов. Характер сетчатости может значительно различаться, так как ячеи варьируют по форме и величине. Форма ячей может быть овальной, округлой, угловатой или извилистой, с просветами, почти равными ширине стенок ячей или у́же. У ряда видов стенки ячей покрыты редко или густо расположенными шипами, мелкими или крупными — ворсинковидными.

На основании различий в сетчатом рисунке экзины можно выделить два типа: I — с гладкими стенками и II — со стенками, скульптированными шипами.



Строение тетрад и пыльцевых зерен *Anthurium*.

1 — квадратная тетрада, 2 — ромбическая тетрада, 3 — вид тетрады сбоку и расположение апертур, 4 — одиночное зерно с дистальной стороны, 5 — параметры зерна (*по* — полярная ось, *эд* — экваториальный диаметр), 6 — схема строения экзины (*пк* — покров, *к* — колумеллы, *пс* — подстилающий слой, *эн* — эндэкзина).

I тип подразделяется на 3 подтипа.

1-й подтип характеризуется округлыми, овальными или угловатыми ячеями с просветами, равными ширине стенок или больше их. К этому подтипу относятся 12 видов: *A. variabile*, *A. leuconeurum* (табл. I, *8*), *A. longifolium*, *A. andreanum*, *A. lindenianum*, *A. magnificum*, *A. elegans* (табл. I, *10*), *A. acaule*, *A. ellipticum*, *A. scherzerianum*, *A. araliaefolium*, *A. nymphaeifolium*.

2-й подтип включает виды с извилистыми, часто незамкнутыми ячеями. К нему относятся *A. macrolobium*, *A. inconspicuum*, *A. martianum* (табл. I, *9*, *17*).

3-й подтип характеризуется ячеями сетки с широкими стенками и узкими просветами. К нему относятся виды: *A. podophyllum* (табл. I, *14*), *A. olfersianum*, *A. crassinervium*, *A. veitchii*, *A. brachygonatum*.

В составе II типа по густоте шипов, их форме и величине выделяются 4 подтипа.

1-й подтип имеет редкие шипы на стенках ячей. Он обнаружен у 3 видов: *A. scandens* (табл. II, *10*, *12*), *A. hookeri*, *A. amoenum*.

2-й подтип характеризуется частыми шипами на стенках. К нему относятся 2 вида: *A. bakeri* (табл. I, *1*, *2*), *A. wildenowii* (табл. II, *11*).

3-й подтип в отличие от двух предыдущих подтипов характеризуется весьма своеобразными по форме шипами — ворсинковидными, длинными и частыми. Он обнаружен у 2 видов: *A. harrisii* и *A. gracile* (табл. I, *15*).

4-й подтип представлен сетчато-складчатой экзиной с шипами. Такая экзина наблюдается лишь у одного вида — *A. pedato-radiatum* (табл. I, *16*).

III тип пыльцевых зерен характеризуется бугорчатой и сетчато-бугорчатой скульптурами. Он представлен у 4 видов: *A. hybridum* (табл. II, *1*, *9*), *A. crystallinum* (табл. II, *13*), *A. aemulum*, *A. binotii*.

IV тип пыльцевых зерен имеет гладкую экзину. К нему относятся 2 вида: *A. radicans* и *A. digitatum* (табл. II, *2*).

Выделенные по пыльце типы не совпадают с секционным делением этого рода в системе Engler (1905). Об этом можно судить по таблице, где в последней графе указан номер секции по Engler. Например, в секцию *Urospadix* (X) входят 6 изученных видов, которые относятся к 3 типам и 5 подтипам по строению пыльцевых зерен: тип I (подтипы 1—3), тип II (подтип 2, 3) и тип III. Секция *Schizoplacium* (XVIII), с палинологической точки зрения, имеет еще более гетерогенный состав. Входящие в нее виды распределяются по 4 типам.

Для выяснения строения спородермы пыльцевых зерен рода *Anthurium* нами было предпринято изучение с использованием ТЭМ пыльцевых зерен 6 видов,

относящихся к разным типам и подтипам. Исследовали срезы пыльцевых зерен *A. digitatum*, *A. scandens*, *A. podophyllum*, *A. magnificum*, *A. scherzerianuns* и *A. pedatoradiatum*. Выяснилось, что при разнообразии орнаментации скульптуры ультратонкое строение спородермы в общих чертах сходное. Слои экзины выражены довольно отчетливо в межапертурной области. Эктэкзина тектатно-колумеллятная (табл. III, *1—5*; IV, *1—5*), тектум толстый, образован головками колумелл; строение его (именно степень перфорированности) определяется взаимным расположением головок. Последние могут быть расставлены, прижаты друг к другу, слиты по нескольку или образуют непрерывный тектум (последнее можно наблюдать у *A. digitatum* (табл. II, *2*; IV, *3—5*) и *A. radicans*).

Инфратектатный слой состоит из очень коротких, расставленных колумелл, иногда чередующихся с частыми гранулами (табл. III, *2*; IV, *7*). Подстилающий слой мощный, сплошной, равен по толщине тектуму. Эндэкзина неоднородная по структуре. В неапертурной области ее наружная часть, прилегающая к подстилающему слою, образована 1—3 тонкими ламеллами, а внутренняя, граничащая с интиной, мелкогранулярная (см. рисунок; табл. III, *2*). В районе апертуры (табл. III, *1*; IV, *3*) экзина имеет весьма специфическое строение: она сильно утолщена за счет появления мощных образований в виде ламелл между подстилающим слоем и эндэкзиной, представленной тонкими ламеллами, число которых от 1—3 в межапертурной области увеличивается до 6—8 в области апертуры. Эти тонкие ламеллы переслоены гранулярным веществом, образующим на границе с интиной однородный слой. Возникает вопрос о принадлежности мощных образований, появляющихся только в области апертуры между подстилающим слоем и эндэкзиной, представленной тонкими ламеллами, а также гранулярным слоем на границе с интиной. Наши наблюдения показали, что эти мощные образования имеют ламеллятное происхождение, о чем свидетельствуют белые линии центральной ламелляции, обнаруженные на некоторых срезах и позволяющие отнести их, как и нижележащие тонкие ламеллы, к эндэкзине. Кроме того, это подтверждается и несколько более контрастным окрашиванием их в сравнении с эктэкзиной. Внешние ламеллы сильно утолщены за счет значительного накопления спорополленина в процессе их формирования, в то время как внутренние остались очень тонкими. Вопрос о принадлежности гранулярного слоя также к эндэкзине, а не к интине был решен на основании изучения ацетолизированных срезов, которые выявили его спорополлениновую природу.

Утолщение эндэкзины в области апертур свойственно как двудольным, так и однодольным растениям. Примером могут служить срезы, приведенные F. Roland (1966), изучившей строение апертур у некоторых родов двудольных. Весьма своеобразное строение апертур было выявлено у *Helianthus annuus* (Horner, Pearson, 1978), у которого ламеллы имеют вид бахромы, а нижние из них подстилают апертуру довольно толстым однородным слоем на границе с интиной.

Обширное развитие ламелл в области апертур наблюдается у *Zea mays* (Skvarla, Larson, 1966) и *Sorghum* (Christensen, Horner, 1974), но в этом случае ламеллы, вероятно, образуются за счет эктэкзины (подстилающего слоя), а не эндэкзины.

Интина в межапертурных областях фибриллярная, однослойная; она протягивается в область апертуры, где между нею и эндэкзиной наблюдается в виде линзовидного включения вторая интина, имеющая иное строение. Она состоит из радиально ориентированных, округлых в сечении каналов, заполненных гомогенным липидным веществом. Подобная интина широко распространена у однодольных растений и реже встречается у двудольных. У таких родов, как *Crocus* (Knox, Heslop-Harrison, 1971), *Canna* (Skvarla, Rowley, 1970), в сем. *Lauraceae* (Kubitzki, 1981) и других она наблюдается в виде непрерывного слоя,

подстилающего эндэкзину. У рода *Anthurium* канальчатая интина представлена только в области апертуры.

Род *Anthurium* занимает обособленное положение в семействе и выделяется в особую трибу *Anthurieae*. Это согласуется и с палинологическими данными. Строение апертур, форма пыльцевых зерен и в некоторой степени ультраструктурные особенности спородермы свидетельствуют о своеобразии этого рода среди представителей подсем. *Pothoideae*. Это единственный род в сем. *Araceae*, обладающий поровыми апертурами.

Род *Anthurium* представляет определенный интерес в эволюционном отношении. Хотя он и обладает примитивными для сем. *Araceae* признаками, выражающимися в структуре соцветия, некоторые особенности строения пыльцевых зерен, в частности наличие поровых апертур, напоминают представителей более подвинутых семейств. Причем поры являются, по-видимому, вторичными, производными борозд. Основанием для такого предположения явилось своеобразие строения апертур пыльцевых зерен, обнаруженное у одного из видов рода *Anthurium* — *A. amoenum*. Апертуры у него оказались необычными для рода по морфологии: поры располагаются в коротких бороздках, неодинаковых по форме и размерам, которые вначале были приняты нами за трещины или разрывы в экзине из-за нерегулярной их формы. Однако при более тщательном их изучении выяснилось, что эти образования носят не случайный характер. Под световым микроскопом при фокусировании на поверхности пыльцевого зерна они незаметны, так как имеют такую же орнаментацию, как и остальная поверхность; только при более глубокой фокусировке определяется их граница. Бороздки образованы за счет утоньшения или редукции внутренних слоев экзины. Число бороздок варьирует от 1 до 4. Поры же могут располагаться в бороздках или существовать независимо от последних. Они хорошо различимы и в основном не отличаются от таковых у других изученных видов. Подобное устройство апертур свидетельствует о том, что предковые формы рода *Anthurium* были бороздковыми. В процессе длительной эволюции сокращалась их площадь, они укорачивались и трансформировались в поры. *A. amoenum* обладает наиболее примитивными чертами строения апертур из всех изученных видов и является одним из промежуточных звеньев между предковыми формами и современными видами.

Для выяснения взаимоотношений рода *Anthurium* с другими родами подсем. *Pothoideae* мы изучили в СЭМ и ТЭМ ультраструктурные особенности оболочки пыльцевых зерен родов *Pothos*, *Zamioculcas*, *Acorus*, *Gymnostachys*, *Heteropsis*, позволяющие судить о родственных связях внутри подсемейства.

Перечисленные роды имеют пыльцевые зерна с бороздными апертурами в отличие от рода *Anthurium*. Число борозд варьирует в небольших пределах (1—2), но размеры и расположение их различны. Так, у *Pothos*, *Acorus* и *Gymnostachys* борозда дистальная, протягивающаяся от конца к концу пыльцевого зерна, у *Zamioculcas* — круговая, опоясывающая пыльцевое зерно, с небольшой перемычкой, образованной в результате того, что концы борозд не смыкаются. Она делит зерно на две неравные половины, подобно тому, как это наблюдается у *Nymphaea* (Куприянова, 1976). Пыльцевые зерна *Heteropsis* обладают двумя бороздами, расположенными на концах пыльцевого зерна.

Сравнение ультраструктуры спородермы родов, входящих в подсем. *Pothoideae*, выявило общие ее черты. Сходство проявляется в едином тектатно-колумеллятном типе строения эктэкзины и смешанном ламеллятно-гранулярном строении эндэкзины. Но наряду с этим сходством перечисленные выше роды имеют свои индивидуальные особенности. Подстилающий слой, являющийся составной частью эктэкзины, у родов *Gymnostachys* и особенно *Acorus* более тонкий, чем тектум (табл. IV, *6*). Резкие отличия в структуре эктэкзины наблюдаются у *Zamioculcas*, который имеет своеобразное строение колумеллятного слоя, сложенного длинными, тонкими, иногда извилистыми колумеллами,

образующими анастомозы (табл. IV, *8*). В отличие от *Anthurium* колумеллятный слой у *Heteropsis*, *Acorus*, *Gymnostachys* и *Pothos* лишен гранул. Только роду *Anthurium* присущ толстый подстилающий слой и специфическое строение апертур с хорошо развитыми ламеллами.

Принимая во внимание весь комплекс морфологических признаков пыльцевых зерен, различия между родом *Anthurium* и другими родами подсем. *Pothoideae* представляются нам достаточно основательными и подтверждают выделение его в самостоятельную трибу.

Палинологическое изучение пыльцевых зерен рода *Anthurium* и сравнение их с таковыми близких к нему родов позволяют сделать следующие выводы.

1. Род *Anthurium* занимает обособленное положение в подсем. *Pothoideae* и в целом в сем. *Araceae*. Он относится к особому типу по строению апертур. Это единственный род в семействе, обладающий поровыми апертурами. Поровые апертуры у однодольных растений и особенно многопоровость — явление довольно редкое. Примером многопоровых зерен может служить сем. *Alismataceae*, у которого расположение пор равномерное по всей поверхности пыльцевого зерна, как у многих двудольных растений, таких как *Ranunculaceae* и *Caryophyllaceae*. В отличие от них у рода *Anthurium* поры приурочены к дистальной стороне, что делает его пыльцу несколько сходной с пыльцой *Juglans* и может служить иллюстрацией конвергенции.

2. Наличие поровых апертур у видов *Anthurium* свидетельствует о его эволюционной подвинутости в сравнении с другими родами подсем. *Pothoideae*, обладающими более примитивными бороздными апертурами. Это не согласуется с положением, которое род занимает в семействе: по структуре соцветия он относится к наиболее примитивным (Грудзинская, 1982). По-видимому, поровые апертуры *Anthurium* являются вторичными, производными борозд, появившимися в результате длительной эволюции.

3. Пыльцевые зерна видов *Anthurium* различаются между собой по комплексу морфологических признаков, среди которых наибольшую значимость имеет характер скульптуры поверхности, которая может быть сетчатой, бугорчатой, сетчато-бугорчатой и гладкой.

4. Для секций рода характерна палинологическая гетерогенность, в одной секции могут встречаться виды, пыльца которых имеет гладкую, сетчатую или бугорчатую поверхность. Близкие виды, входящие в одну секцию, могут быть представлены разными типами скульптуры.

5. Роды подсем. *Pothoideae* по ультратонкому строению слоев спородермы относятся к тектатно-колумеллятному типу. Им присущи и индивидуальные особенности.

6. Учитывая большой объем рода, можно предполагать, что дальнейшее изучение морфологии пыльцевых зерен других видов даст возможность наиболее полно охарактеризовать секции и, возможно, увеличить число описанных на основании характера орнаментации экзины типов.

ЛИТЕРАТУРА

Грудзинская И. А. Семейство аронниковые (*Araceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 466—493. — *Куприянова Л. А.* Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филогении класса) // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Вып. 7. С. 163—262. — *Куприянова Л. А.* Морфология *Nymphaea* европейской части СССР // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 11. С. 1558—1563. — *Chanda S.*, *Rowley J.* Apertural types in pollen of the *Restionaceae* and *Flagellariaceae* // Grana palynol. 1967. Vol. 7. N 1. P. 16—36. — *Christensen J. E.*, *Horner H. T.* Pollen pore development and it spatial orientation during microsporogenesis in the grass *Sorghum bicolor* // Am. J. Bot. 1974. Vol. 61. N 6. P. 604—623. — *Engler A. Araceae* / De Candolle. Monogr. Phanerogamarum, Paris. 1879. Vol. 2. 681 S. — *Engler A. Araceae — Pothoideae* // Das Pflanzenreich. Regni vegetabilis conspectus. Leipzig. 1905. IV. 23B. S. 1—330. — *Erdtman G.* Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. Stockholm: Waltham, 1952. 539 p. — *Horner T. H.*, *Pearson C. B.* Pollen wall and aperture development in Helianthus annuus (*Compositae*: *Heliantheae*) // Am. J. Bot.

1978. Vol. 65, N 3. P. 293—309. — *Knox R. B.*, *Heslop-Harrison J.* Pollen-wall proteins: electron-microscopic localization of acid phosphatase in the intine of *Crocus vernus* // J. Cell Sci. 1971. Vol. 8. P. 727—735. — *Kubitzki K.* The tabular exine of *Lauraceae* and *Hernandiaceae*, a novel type of exine structure in seed plants // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 138, N 1—2. P. 139—146. — *Roland F.* Etude de l'ultrastructure des apertures: pollens à pores // Pollen et spores. 1966. Vol. 8, N 3. P. 409—419. — *Skvarla J. J.*, *Larson D. A.* Fine structural studies of *Zea mays*. Pollen. I. Cell membranes and exine ontogeny // Am. J. Bot. 1966. Vol. 57, N 10. P. 1112—1125. — *Skvarla J. J.*, *Rowley J. R.* The pollen of *Canna* and its similarity to the germinal apertures of other pollen // Am. J. Bot. 1970. Vol. 57, N 5. P. 519—529. — *Thanikaimoni G.* Esquisse palynologique des Aracées. Inst. Fr. Pondichery, Trav. Sect. Sci., Tech., 1969. Fasc. 5. 31 p.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 IX 1988.

SUMMARY

Comparative study of pollen grain morphology in 34 species of the genus *Anthurium* from different sections (using scanning and transmission electron microscopy) revealed its great diversity. Pollen grains are characterized by nearly spherical form, small size and by the presence of pore apertures. Exine ultrastructure in members of the genus *Anthurium* allows to attribute it to tectate-columellate type. Surface sculpture characteristics are of taxonomical significance in species rank. There are 4 types and 7 subtypes of surface sculpture: reticulate, tuberculate, reticulate-tuberculate and smooth. Based on palinological features heterogeneity of sections of the genus is established. The genus *Anthurium* occupies an isolated position within the subfamily *Pothoideae* and even within the family *Araceae*. The presence of pore apertures indicates the evolutionary advanced state of the genus.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.33 : 620.187

Т. А. Плющ

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ НАБЛЮДЕНИЕ СПЕРМИЕВ В ЗАРОДЫШЕВОМ МЕШКЕ *CALANTHE VESTITA* (*ORCHIDACEAE*) И *NICOTIANA RUSTICA* (*SOLANACEAE*)

T. A. PLYUSHCH. ELECTRON MICROSCOPIC OBSERVATION OF SPERMS IN EMBRYO SAC OF *CALANTHE VESTITA* (*ORCHIDACEAE*) AND *NICOTIANA RUSTICA* (*SOLANACEAE*)

Представлены данные, свидетельствующие о том, что связь спермиев, отмеченная в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке некоторых растений, сохраняется после их попадания в зародышевый мешок.

При электронно-микроскопических исследованиях было показано, что в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке *Plumbago zeylanica* L. (Russell, 1980, 1984; Russell, Cass, 1981), *Spinacia oleracea* L. (Wilms, van Aelst, 1983; Wilms, Leferink-ten Klooster, 1983), в пыльцевом зерне *Brassica oleracea* L. (Dumas et al., 1984, 1985) и *B. campestris* L. (McConchie et al., 1985a, b) спермии связаны друг с другом и с ядром вегетативной клетки (вегетативным ядром). Кроме того, близкое расположение спермиев отмечено в пыльцевом зерне *Hordeum vulgare* Atsel (Cass, 1973), связь спермиев описана у тритикале (Тарасенко, Банникова, 1986) и она предполагается на основании флуоресцентно-микроскопического исследования с использованием ДНК-специфического флуоресцентного красителя у *Alopecurus pratensis* L. (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1984). В этих исследованиях было также показано, что природа связи спермиев у разных растений различна. У *Plumbago zeylanica* (Russell, 1984) и *Spinacia oleraeea* (Wilms, 1981; Wilms, van Aelst, 1983) спермии связаны общей стенкой, содержащей плазмодесмы. У *Brassica oleracea* (Dumas et al., 1985) связь спермиев обеспечивается их выпячиваниями, напоминающими псевдоподии. С вегетативным ядром спермии связаны также различным способом: либо при помощи длинного хвостового выроста, который окружает ядро и располагается в углублениях между его лопастями (Russell, 1984; McConchie et al., 1985a, b), либо посредством серии выпячиваний (Wilms, 1985). У *P. zeylanica*, *B. campestris*, *B. oleracea* с вегетативным ядром связан только один спермий (Russell, Cass, 1981; Russell, 1984; McConchie et al., 1985a, b; Dumas et al., 1985). У *S. oleracea* (Wilms, Aelst, 1983) с вегетативным ядром контактируют оба спермия, и это в ряде случаев предполагается для *B. oleracea* (Dumas et al., 1985). У видов *Triticum* (Schröder, 1983; Тарасенко, Банникова, 1986), *A. pratensis* (Heslop-Harrison, Heslop-Harrison, 1984), *Hordeum vulgare* (Mogensen, Rushe, 1985) связи спермиев с вегетативным ядром не наблюдали. Особенно характерно то, что у *P. zeylanica* и *B. campestris* спермии различаются не только своим пространственным отношением к вегетативному ядру, но и рядом морфологических признаков, в том числе строением цитоплазмы. Так, у *P. zeylanica* и *B. campestris* спермий, контактирующий с ядром, имеет более длинный хвостовой вырост, чем другой спермий. У *P. zeylanica* первый спермий содержит в среднем 256 митохондрий

и 0.45 пластид, в то время как другой — около 40 митохондрий и 24 пластиды (Russell, 1985). Спермии *B. campestris*, *B. oleracea* различаются по количеству митохондрий. У *H. vulgare* и *S. oleracea* строение цитоплазмы обоих спермиев сходно. Отмеченный диморфизм в строении спермиев некоторых видов подчеркивает то обстоятельство, что связь между спермиями и вегетативным ядром не ограничивается их физическим контактом, а носит функциональный характер. На это обратили особое внимание C. Dumas с соавторами (1984, 1985) и предложили обозначить комплекс из двух спермиев и вегетативного ядра термином «male germ unit», желая тем самым подчеркнуть целостность ассоциации. К этой точке зрения присоединились J. Heslop-Harrison, Y. Heslop-Harrison (1984), C. A. McConchie с соавторами (1985a, b). Как считает Dumas с соавторами (1985), одна из основных функций комплекса «male germ unit» связана с координацией процесса оплодотворения; Heslop-Harrison, Heslop-Harrison (1984), S. D. Russell (1984) добавляют, что диморфизм спермиев может предполагать избирательность в оплодотворении яйцеклетки и центральной клетки. Для подтверждения данной концепции требуется решение вопроса о том, сохраняется ли ассоциация спермиев до момента оплодотворения. В настоящее время известны данные, которые свидетельствуют в пользу этого положения.

В сообщении о процессе оплодотворения у *P. zeylanica* Russell (1984) указывает, что оба спермия остаются соединенными после их излияния из пыльцевой трубки, и предполагает, что, так же как в пыльцевом зерне и пыльцевой трубке, клетки связаны плазмодесмами (к сожалению, на представленных автором электроннограммах присутствует только один спермий). Наше электронно-микроскопическое исследование зародышевого мешка *Calanthe vestita* также подтверждает положение о том, что спермии выходят из пыльцевой трубки в зародышевый мешок связанными друг с другом (семяпочки *Calanthe vestita* Lindl. и *Nicotiana rustica* L. после опыления фиксировали ГА-OsO_4, препараты готовили по стандартной методике). В синергиде *C. vestita*, принявшей пыльцевую трубку, располагаются два контактирующих спермия, структурные детали их контакта трудноопределимы (см. таблицу, *1*).

В еще большей мере значение связи спермиев для осуществления процесса оплодотворения раскрывают данные, полученные при электронно-микроскопическом исследовании зародышевого мешка *Nicotiana rustica*. У этого растения ядра спермиев в зиготе и первичной клетке эндосперма располагаются симметрично относительно контактирующих плазмалемм этих клеток (см. таблицу, *2*), что, по всей видимости, обусловлено тем, что в момент оплодотворения спермии разошлись из одной «точки» и оттолкнулись друг от друга с равной силой. Иными словами, это может означать, что связь спермиев прерывается лишь в момент их расхождения одного — к яйцеклетке, другого — к центральной клетке.

Представляется, что если положение о разрыве связи спермиев в момент их расхождения к оплодотворяемым клеткам верно, то спермии объединяются с женскими гаметами одновременно. Такого мнения придерживается Е. Н. Герасимова-Навашина (1980). Russell (1984) сообщает, что возможность одновременного контакта спермиев с женскими гаметами должна быть важной чертой процесса оплодотворения, но, кроме того, указывает, что у *P. zeylanica* слияние спермия с яйцеклеткой осуществляется раньше, чем слияние другого спермия с центральной клеткой. Известны также представления, согласно которым слияние спермиев с яйцеклеткой и центральной клеткой происходит последовательно. W. A. Jensen (1973) полагает, что слияние женской гаметы с одним из спермиев блокирует ее слияние с другим, после чего второй спермий объединяется со второй оплодотворяемой клеткой. Н. С. Беляева (1977) придает большое значение притягивающей силе яйцеклетки. Она считает, что при выходе спермиев из синергиды передний из них попадает в зону притяжения яйцеклетки и приходит с ней в контакт, после чего притягивающее действие яйцеклетки

завершается и второй спермий оплодотворяет центральную клетку. Насколько эти гипотезы верны, станет ясно в будущем.

Таким образом, следует отметить, что, несмотря на то, что связь спермиев отмечалась и при светооптических исследованиях как в пыльцевом зерне, пыльцевой трубке (Финн, 1928; см. также Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976), так и в зародышевом мешке (Wylie, 1941; Хведынич, 1972; Банникова, Хведынич, 1982), имеются светооптические данные о диморфизме спермиев (Коробова, 1979), электронно-микроскопические исследования позволили более детально описать связь между спермиями, показали существование связи спермиев и вегетативного ядра, обнаружили ультраструктурный диморфизм спермиев (у некоторых видов). В настоящее время обосновывается представление о структурной и функциональной целостности комплекса из двух спермиев и вегетативного ядра — «male germ unit», определяется его значение для осуществления процесса оплодотворения.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. П., *Хведынич О. А.* Основы эмбриологии растений. Киев: Наук. думка, 1982. 164 с. — *Беляева Н. С.* Развитие зародышевого мешка и оплодотворение у покрытосеменных: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1977. 35 с. — *Герасимова-Навашина Е. Н.* Двойное оплодотворение и митоз // Цитология и генетика. 1980. Т. 14, № 66. С. 69—82. — *Коробова С. Н.* Движение спермиев покрытосемянных растений в пыльцевой трубке и зародышевом мешке // Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений. Л.: Наука, 1979. С. 5—19. — *Магешвари П.* Эмбриология покрытосеменных. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 439 с. — *Поддубная-Арнольди В. А.* Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М.: Наука, 1976. 507 с. — *Тарасенко Л. В.*, *Банникова В. П.* Ультраструктура трехклеточного пыльцевого зерна тритикале // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43, № 1. С. 71—73. — *Финн В. В.* К вопросу о существовании мужских клеток у покрытосеменных растений. I. История развития спермиев и процесс оплодотворения у *Asclepias cornuti* Decsn. // Сб. им. С. Г. Навашина. М., 1928. С. 121—144. — *Хведынич О. А.* Процесс оплодотворения и ранние стадии развития зародыша и эндосперма при отдаленной гибридизации: Дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1972. 150 с. — *Cass D. D.* An ultrastructural and Nomarski interference study of sperm of barley // Can. J. Bot. 1973. Vol. 51, N 3. P. 601—605. — *Dumas C.*, *Knox R. B.*, *Gaude T.* Pollen-pistil interactions: new concepts from electron microscopy and cytochemistry // Int. Rev. Cytol. 1984. Vol. 90. P. 239—272. — *Dumas C.*, *Knox R. B.*, *Gaude T.* The spatial association of the sperm cells and vegetative nucleus in the pollen grain of *Brassica* // Protoplasma. 1985. Vol. 124, N 3. P. 168—174. — *Heslop-Harrison J.*, *Heslop-Harrison Y.* The disposition of gamete and vegetative-cell nuclei in the extending pollen tubes of a grass species, *Alopecurus pratensis* L. // Acta Bot. Neerl. 1984. Vol. 33, N 1. P. 131—134. — *Jensen W. A.* Fertilization of flowering plants // Bioscience. 1973. Vol. 23, N 1. P. 21—27. — *McConchie C. A.*, *Jobson S.*, *Knox R. B.* The structure of sperm cells in *Brassica* // Proc. 8 Intern. Symp. on sexual reproduction in seed plants, ferns and mosses. Netherlands, Wageningen, 1985a. P. 147—148. — *McConchie C. A.*, *Jobson S.*, *Knox R. B.* Computer-assisted reconstruction of the male germ unit in pollen of *Brassica campestris* // Protoplasma. 1985b. Vol. 127, N 1—2. P. 57—63. — *Mogensen H. L.*, *Rusche M. L.* Quantitative ultrastructural analysis of barley sperm. 1. Occurrence and mechanism of cytoplasm and organelle reduction and the question of sperm dimorphism // Protoplasma. 1985. Vol. 128, N 1. P. 1—13. — *Russell S. D.* Participation of male cytoplasm during gamete fusion in an angiosperm, *Plumbago zeylanica* // Science. 1980. Vol. 210, N 4466. P. 200—201. — *Russell S. D.* Ultrastructure of the sperm of *Plumbago zeylanica*. II. Quantitative cytology and three dimensional organization // Planta. 1984. Vol. 162, N 4. P. 385—391. — *Russell S. D.* Sperm specificity in *Plumbago zeylanica* // Proc. 8 Intern. Symp. on sexual reproduction in seed plants, ferns and mosses. Netherlands, Wageningen, 1985. P. 145—146. — *Russell S. D.*, *Cass D. D.* Ultrastructure of the sperms of *Plumbago zeylanica*. I. Cytology and association with the vegetative nucleus // Protoplasma. 1981. Vol. 107, N 1—2. P. 85—107. — *Schröder M. B.* The ultrastructure of sperm cells in triticale // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants-abstracts. Bratislava, 1983. P. 101—102. — *Wilms H. J.* Pollen tube penetration and fertilization in spinach // Acta Bot. Neerl. 1981. Vol. 30, N 1—2. P. 101—122. — *Wilms H. J.* Behaviour of spinach sperm cells in pollen tubes prior to fertilization // Proc. 8 Intern. Symp. on sexual reproduction in seed plants, ferns and mosses. Netherlands, Wageningen, 1985. P. 143—144. — *Wilms H. J.*, *Aelst A. C.* van. Ultrastructure of spinach sperm cells in mature pollen // Fertilization and embryogenesis in ovulated plants-abstracts. Bratislava, 1983. P. 105—112. — *Wilms H. J.*, *Leferink-ten Klooster H. B.* Ultrastructural changes of spinach sperm cells during the progamic phase // Fertilization and embryogenesis in ovulated

plants-abstracts. Bratislava, 1983. P. 239. — *Wylie R. B.* Some aspects of fertilization in *Vallisneria* // Amer. J. Bot. 1941. Vol. 28, N 2. P. 169—174.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 17 X 1986.

УДК 581.821 : 581.47 : 582.734.3 (470.64)

Бот. журн., т. 74, № 3

Т. Х. Кумахова, А. П. Меликян

УЛЬТРАСТРУКТУРА КУТИКУЛЫ ПЛОДОВ РАЗНЫХ СОРТОВ *MALUS DOMESTICA* (*ROSACEAE*)

T. KH. KUMAKHOVA, A. P. MELIKYAN. CUTICLE ULTRASTRUCTURE IN FRUITS OF DIFFERENT VARIETIES OF *MALUS DOMESTICA* (*ROSACEAE*)

Изучена ультраструктура наружных стенок эпидермальных клеток плодов 8 сортов яблони, возделываемых в Кабардино-Балкарии. В кутикуле яблок выявлены 2 зоны: наружная (узкая, плотная, гомогенная) и внутренняя (широкая, более рыхлая, пронизанная многочисленными микроканальцами). Исследованные сорта различаются характером отложения эпикутикулярного воска, толщиной и структурой кутикулы.

Кутикуле как пограничной структуре, отделяющей ткани растений от окружающей среды, отводится далеко не последняя роль в адаптации к условиям произрастания. В то же время знание особенностей строения кутикулярного покрова важно не только для решения теоретических вопросов, но имеет большое значение и в практике сельского хозяйства. В частности, именно особенности строения кутикулярного покрова в значительной мере определяют такие свойства плодов, как устойчивость к поражениям грибковыми болезнями и их лежкость. В связи с этим при оценке защитных свойств кутикулы необходимо учитывать не только ее толщину, но и все детали субмикроскопического строения (Кравкина, 1979).

В настоящее время исследована структура кутикулы листьев разных растений (Sitte, 1957; Bolliger, 1959; Juniper, 1959; Schnepf, 1964; Franke, 1967; Sievers, 1968; Martin, Juniper, 1970; Мирославов, Жигар, 1973; Мирославов, 1974; Мирославов, Кравкина, 1979; Miller, 1985, 1986, и др.). Структура наружных стенок эпидермальных клеток плодов в целом исследована недостаточно; практически отсутствуют сведения об ультраструктурных особенностях кутикулы яблок. Нашей задачей было исследование ультраструктуры наружных стенок эпидермальных клеток плодов яблони некоторых южных сортов. Особое внимание было уделено изучению поверхности плода (характеру распределения эпикутикулярного воска), строения и ультраструктуры кутикулы. Для выявления сортовых различий мы исследовали плоды яблони 8 сортов, различающихся временем созревания (раннеспелые — Мелба, Боровинка; среднеспелые — Ренет ландсбергский, Пармен зимний золотой; позднеспелые — Ренет Симиренко, Голден делишес, Ред делишес, Делишес).

Материал собран в Кабардино-Балкарской АССР. Исследования проводили на кафедре высших растений биологического факультета Московского государственного университета.

Поверхность плодов исследовали с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) Hitachi HSM-22. Кусочек плода закрепляли на специальном столике и напыляли золотом. Особенности строения наружных стенок, эпидермальных клеток плодов исследовали с помощью трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) Hitachi H-600.

Поскольку при использовании общепринятой методики для исследования растительных объектов на ТЭМ (Уикли, 1975) кутикула эпидермальных клеток яблок плохо подвергалась фиксации и пропитке, мы экспериментально выявили и в дальнейшем использовали модификации методики обработки материала, выразившиеся в изменении времени воздействия фиксаторов на наш объект. На основании ряда опытов мы пришли к выводу, что оптимальное время фиксации кусочка ткани размером 1 мм^3 в глутаровом альдегиде на фосфатном буфере составляет 1 ч. Последующая дофиксация 1 %-ным забуференным раствором четырехокиси осмия — 1 ч. Время выдержки материала в 1%-ном растворе уранил-ацетата в 70%-ном спирте 1 сут. Обезвоживание и заключение в эпон проводили по общепринятой методике с некоторыми изменениями времени выдерживания материала. Срезы контрастировали методом двойного окрашивания. Их помещали на 3 ч в 2%-ный водный раствор уранил-ацетата в термостате при температуре 37 °С. Тщательно высушенные срезы докрашивали цитратом свинца (по Рейнольдсу) в течение 15 мин. Кроме того, с целью более четкого выявления кутикулярных микроканальцев материал окрашивали рутением красным и алциановым синим по методике, описанной Е. М. Бармичевой и М. Ф. Даниловой (1973). В качестве контроля мы брали материал, фиксированный только в глутаровом альдегиде (без последующей фиксации осмием). При этом микроканальцы в кутикуле видны очень слабо или вообще не обнаруживаются. Микроканальцы видны и при обычной фиксации, но при добавлении к фиксаторам рутениевого красного и алцианового синего они выявляются довольно четко, так как имеют более высокий контраст.

Исследуя плоды яблони сортов, различающихся временем созревания, мы обнаружили некоторые различия как в деталях строения их воскового покрова, так и в ультраструктуре кутикулы. Характер отложения эпикутикулярного воска специфичен для каждого сорта. Формы восковых отложений различны не только у разных сортов, но и в пределах сорта. Так, у одного и того же сорта они имеют разную форму. У сорта Боровинка отложения воска представлены в виде отдельных пластин, мелких бугорков и зернышек. На поверхности в отдельных местах формируются своеобразные полосы, в пределах которых толщина воска меньше (табл. I, *А*). Восковые отложения на поверхности яблок сорта Мелба имеют форму длинных стерженьков и мелких сосочков (табл. I, *Б*, *В*). У плодов сортов Ренет ландсбергский и Пармен зимний золотой восковые отложения имеют вид сильно вытянутых заостренных стерженьков, иногда формируются звездчатые структуры (табл. I, *Г*). Восковые отложения на поверхности плодов сортов Ренет Симиренко, Ред делишес и Делишес представлены либо пластинами, либо отдельными образованиями ушкообразной формы (табл. I, *Д*, *Е*). Наиболее мощные отложения воска обнаружены на плодах позднеспелых сортов (Делишес, Ред делишес, Голден делишес, Ренет Симиренко).

На поверхности плодов некоторых сортов (Мелба, Боровинка, Пармен зимний золотой, Ред делишес, Ренет Симиренко) встречаются немногочисленные устьица. В связи с мощным восковым покровом, особенно на плодах позднеспелых сортов (Ренет Симиренко, Голден делишес), устьица обнаруживаются довольно трудно. Они сильно погружены и забиты мощными наплывами кутикулы и воска. Если удалить воск с поверхности плода с помощью хлороформа, то они обнаруживаются несколько легче, но и в этом случае устьичные щели обычно забиты воском (табл. II, *А*).

Электронно-микроскопическое исследование кутикулы яблок позволило выделить в ней 2 зоны: наружную плотную, гомогенную и внутреннюю, более рыхлую.

В кутикуле плодов имеются электронно-плотные структуры, которые исследователи называют по-разному: дендриты (Мирославов, 1974), поры и транскутикулярные каналы (Miller, 1981, 1983) и др. Мы предлагаем их именовать кутикулярными микроканальцами (Кумахова, 1986, 1987). Такие структуры

ранее отмечались и в кутикуле листьев разных растений (Schnepf, 1964; Maier, 1968; Martin, Juniper, 1970; Chafe, Wardrop, 1973; Мирославов, Жигар, 1973; Мирославов, 1974; Мирославов, Кравкина, 1979, и др.).

Относительно природы и функции этих структур существуют разные точки зрения. По мнению ряда авторов, электронно-плотные структуры имеют пектиновую природу (Schnepf, 1964; Мирославов, Жигар, 1973; Hoch, 1975; Lyshede, 1978, и др.). A. Sievers (1968) считает, что эти структуры являются путями перемещения предшественника кутина. Согласно некоторым авторам, электронно-плотные структуры представляют собой тончайшие канальцы, по которым происходит транспорт прокутина и воска (Maier, 1968; Wilson, Sterling, 1976; Lyshede, 1978, и др.). По мнению же других авторов, они являются путями транспорта веществ, выделяемых и поглощаемых растением, поскольку они состоят из пектина, по которому перемещаются вода и растворенные в ней вещества (Schnepf, 1964; Мирославов, Жигар, 1973; Мирославов, 1974).

Убедительные доказательства наличия пор и транскутикулярных каналов в кутикуле некоторых зрелых плодов, в том числе и яблок, приводит R. Miller (1981, 1983). Каналы, как правило, проходят перпендикулярно поверхности кутикулы, но у некоторых плодов они образуют анастомозы. Этот же автор (Miller, 1985, 1986) обнаружил поры и каналы в кутикуле листьев разных растений, что ранее отрицали многие исследователи.

Микроканальцы, пронизывая кутикулу в радиальном направлении, в основном сосредоточены во внутренней зоне. Зональность кутикулы яблок определяется характером и плотностью расположения микроканальцев, причем степень их развития четко коррелирует с толщиной кутикулы. Чем она толще, тем сильнее развиты микроканальцы и выражена ее зональность.

Наружная зона (собственно кутикула), состоящая из кутина, более плотная, гомогенная, ламеллятная. Микроканальцев в ней практически нет. Толщина наружной зоны кутикулы более константна и сходна у всех сортов. Эта зона при электронно-микроскопических исследованиях выглядит не очень контрастной.

Внутренняя (кутинизированная) зона более рыхлая, пронизана многочисленными микроканальцами и включениями разной электронной плотности. Ее толщина обусловливает общую толщину кутикулы.

Сорта яблони различаются структурой внутренней зоны кутикулы. У раннеспелых сортов Мелба и Боровинка внутренняя зона кутикулы тонкая, у позднеспелых (Голден делишес, Ред делишес, Ренет Симиренко, Делишес) она мощно развита и значительно превышает по толщине наружную. Так, у сорта Делишес многочисленные микроканальцы, пронизывающие почти всю толщу кутикулы, образуют рыхлую сеть. Они сильно разветвлены во всех направлениях и распределены равномерно. Среднеспелые сорта по степени развития микроканальцев в кутикуле занимают промежуточное положение между ранне- и позднеспелыми. У сорта Ренет ландсбергский микроканальцы во внутренней зоне кутикулы развиты довольно сильно. В кутикуле выявляется плотно переплетенная сеть контрастных микроканальцев, не имеющих определенной ориентации (табл. II, *B*).

У яблок кутинизация может распространяться на радиальные и внутренние тангентальные стенки эпидермальных клеток, а в некоторых случаях даже на оболочки субэпидермальных клеток. Здесь, однако, кутикула значительно рыхлее и пронизана густой сетью сильно разветвленных микроканальцев. Так, более сильная кутинизация стенок клеток характерна для плодов позднеспелых сортов (Ренет Симиренко, Голден делишес и др.).

Плоды яблони ранне-, средне- и позднеспелых сортов различаются и по толщине кутикулы эпидермальных клеток. Увеличение продолжительности периода созревания плодов четко коррелирует с увеличением толщины кутикулы. Наименьшей толщиной кутикулы характеризуются раннеспелые сорта (Мелба,

Толщина кутикулы эпидермальных клеток плодов яблонь разных сортов

№ п/п	Сорт	Толщина, кутикулы, мкм
	Раннеспелые	
1	Мелба	10.1±0.3
2	Боровинка	10.2±0.5
	Среднеспелые	
3	Ренет ландсбергский	12.9±0.2
4	Пармен зимний золотой	12.5±0.2
	Позднеспелые	
5	Делишес	18.2±0.2
6	Ред делишес	18.5±0.4
7	Голден делишес	20.2±0.3
8	Ренет Симиренко	21.4±0.3

Боровинка), а наибольшей — позднеспелые (Ренет Симиренко, Голден делишес и др.) (см. таблицу).

Как показали наши исследования, независимо от срока созревания плодов наружная стенка эпидермальных клеток имеет сложное строение, специфичное для каждого сорта. У раннеспелых сортов кутикула, как правило, тонкая, менее рыхлая, чем у средне- и позднеспелых. У сортов Мелба и Боровинка внутренняя зона кутикулы выражена слабее, микроканальцы развиты относительно слабо. У позднеспелых сортов (Ренет Симиренко, Делишес и др.) структура кутикулы более сложна, четко выражены наружная и внутренняя зоны.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск: Карелия, 1980. 453 с. — *Бармичева Е. М.*, *Данилова М. Ф.* Распределение пектиновых веществ в клеточных стенках кончика корня *Raphanus sativus* L. по данным гистохимии // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1278—1283. — *Кравкина И. М.* Ультраструктура и формирование кутикулы листа некоторых представителей сем. *Fabaceae*, произрастающих в различных экологических условиях: Автореф. дис. . . .канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с. — *Кумахова Т. Х.* Анатомия и ультраструктура наружных слоев плода разных сортов яблони // Биол. науки. 1987. № 2. С. 59—64. — *Кумахова Т. Х.* Корреляция типов ультраструктуры кутикулы плодов с особенностями их формирования у разных сортов яблони как показатель их адаптивной эволюции // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 59—64. — *Мирославов Е. А.* Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л.: Наука, 1974. 120 с. — *Мирославов Е. А.*, *Жигар М. П.* Электронно-микроскопическое изучение наружных стенок эпидермальных клеток *Poa annua* L., *Dactylis glomerata* L. и *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 10. С. 1407—1412. — *Мирославов Е. А.*, *Кравкина И. М.* Ультраструктура кутикулы // Ботанические исследования в аридной зоне Азии (СССР). Ташкент, 1979. С. 36—43. — *Уикли Б.* Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с. — *Bolliger R.* Entwicklung und Struktur der Epidermisaussenwand bei einigen Angiospermen Blättern // J. Ultrastructure Res. 1959. Bd 3, N 1. S. 105—130. — *Chafe S. C.*, *Wardrop A. B.* Fine structural observation on the epidermis. The cuticle // Planta. 1973. Vol. 109, N 1. P. 39—48. — *Franke W.* Mechanisms of foliar penetration of solutions // Ann. Rev. Plant Physiol. 1967. Vol. 18. P. 281—300. — *Hoch H. C.* Ultrastructural alterations observed in isolated apple leaf cuticles // Can. J. Bot. 1975. Vol. 53, N 18. P. 2006—2013. — *Juniper B. E.* The surfaces of plants // Endeavour. 1959. Vol. 18, N 69. P. 20—25. — *Lyshede O. B.* Studies on outer epidermal cell walls with microchannels in a xerophytic species // New Phytol. 1978. Vol. 80, N 2. P. 421—426. — *Maier U.* Dedritenartige Strukturen in der Cuticularschicht von *Lilium candidum* // Protoplasma. 1968. Bd 65, N 1—2. S. 243—246. — *Martin J. T.*, *Juniper B. E.* The cuticles of plants. Edward Arnold Publ. London, 1970. 286 p. — *Miller R. H.* Apple fruit cuticles and the occurrence of pores and transcuticular canals // An. Bot. 1981. Vol. 50. P. 355—371. — *Miller R. H.* Cuticular pores and transcuticular canals in diverse fruit varietes // An. Bot. 1983. Vol. 51, N 6. P. 697—

709. — *Miller R. H.* The prevalence of pores and canals in leaf cuticular membranes // An. Bot. 1985. Vol. 55, N 4. P. 459—471. — *Miller R. H.* The prevalens of pores and canals in leaf cuticular membranes // An. Bot. (Lond.). 1986. Vol. 57, N 3. P. 419—434. — *Schnepf E.* Über Zellwandstrukturen bei den Köpfchehdrüsen der Schuppenblätter von *Lathraea clandestina* L. // Planta. 1964. Bd 60, N 5. S. 478—482. — *Sievers A.* Zur Epidermisaußenwand der Fühlborsten von *Dionaea muscipula* // Planta. 1968. Bd 83, N 61. S. 49—52. — *Sitte P.* Morphologie des Cutins und des Sporopollenins // Die Chemie der Pflanzenzellwand. Berlin, 1957. S. 439—445. — *Wilson L. A.*, *Sterling C.* Studies on the cuticle of tomato fruit. I. Fine structure of the cuticle // Z. Pflanzenphysiol. 1976. Vol. 77, N 4. P. 359—371.

Московский государственный университет. Получено 5 VI 1987.

УДК 576.312.37 : 582.675.1 Бот. журн., т. 74, № 3

Е. О. Пунина

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КАВКАЗСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*) ПРИ ПОМОЩИ ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОГО ОКРАШИВАНИЯ ХРОМОСОМ МЕТОДОМ ГИМЗА

E. O. PUNINA. CARYOLOGICAL STUDY OF THE CAUCASIAN MEMBERS OF THE GENUS *PAEONIA* (*PAEONIACEAE*) USING GIMSA DIFFERENTIAL CHROMOSOME STAINING

Проведено дифференциальное окрашивание и проанализировано распределение С-сегментов метафазных хромосом у 5 диплоидных (*Paeonia caucasica*, *P. mlokosewitschii*, *P. ruprechtiana*, *P. tenuifolia*, *P. lagodechiana*) и 4 тетраплоидных (*P. wittmanniana*, *P. steveniana*, *P. macrophylla*, *P. tomentosa*) видов с Кавказа. Обнаружен ряд межвидовых различий и показано автополиплоидное происхождение *P. wittmanniana* и аллополиплоидное происхождение остальных тетраплоидных видов. Высказаны предположения о степени филогенетической близости этих видов.

Кариологическое изучение кавказских представителей рода *Paeonia* (Пунина, 1987) показало, что все исследованные виды с числом хромосом 2n=10 имеют очень сходные кариотипы, которые различаются только по абсолютной длине хромосом, тогда как центромерный индекс и относительная длина хромосом у них одинаковы. У тетраплоидных видов (2n=20) кариотипы оказались более разнообразными.

Было высказано предположение, что тетраплоид *P. wittmanniana* — автотетраплоидного, а *P. steveniana* Kem.-Nath., *P. macrophylla* и *P. tomentosa* — аллотетраплоидного происхождения. Для решения этого вопроса был проведен более детальный анализ хромосом всех видов с использованием С-метода дифференциального окрашивания хромосом.

Ранее дифференциальная окраска мейотических хромосом у видов рода *Paeonia* была осуществлена у *P. tenuifolia* С-методом (Friebe, 1976), у *P. tenuifolia* и *P. officinalis* L. — митотических хромосом — с помощью хромомицина и нитрата серебра (Schwarzacher-Robinson, 1986), а также у 6 видов, произрастающих в Японии, с помощью С-метода (Nakamura, Nomoto, 1982). За исключением *P. tenuifolia*, дифференциальное окрашивание хромосом кавказских представителей этого рода ранее не проводилось.

Материал и методы

Дифференциальное окрашивание проводили у тех же растений, что и морфометрический анализ хромосом в более ранней (Пунина, 1987) работе (см. таблицу). Растения культивировали в горшках, вкопанных в грунт, на экспериментальном участке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Кончики молодых корней предобрабатывали последовательно 0.05%-ным раствором колхицина в течение 2 ч и 0.02 М раствором оксихинолина 1 ч, затем фиксировали ледяной уксусной кислотой в холодильнике не более 16 ч, обычно оставляли на ночь, как это советует Л. И. Абрамова (1977). Меристематическую часть корня мацерировали в 45%-ной уксусной кислоте в течение 30—40 мин при комнатной температуре, затем приготовляли давленые препараты, с которых с помощью сухого льда удаляли покровные стекла. Препараты сушили на воздухе не менее 48 ч при комнатной температуре (Nakamura, Nomoto, 1982). По нашим наблюдениям, более продолжительное высушивание (до двух месяцев) не влияло на качество окрашивания. Высушенные препараты обрабатывали насыщенным раствором $Ba(OH)_2$ при температуре 60 °С в течение 10 мин, затем споласкивали 1 н HCl, дистиллированной водой и инкубировали в 2xSSC сначала 10 мин при комнатной температуре, а затем 60 мин при 60 °С, снова споласкивали дистиллированной водой, высушивали и окрашивали 1%-ным раствором Гимза, разведенным фосфатным буфером с pH 6.8. Окрашивание проводили от 30 мин до 24 ч, т. е. до тех пор, пока хромосомы и интерфазные ядра не приобретали голубовато-сиреневый оттенок, а хромоцентры и блоки на хромосомах не окрашивались в малиновый или темно-фиолетовый цвет. После окраски препараты промывали дистиллированной водой, высушивали, проводили через бутиловый спирт и ксилол и заключали в бальзам. Лучшие метафазные пластинки зарисовывали при увеличении в 2000 раз с помощью рисовального аппарата РА-6. Расположение и размеры гетерохроматиновых сегментов хромосом изученных видов устанавливали на основании анализа нескольких метафазных пластинок.

Результаты исследования

Распределение гетерохроматиновых сегментов на хромосомах диплоидных видов показано на рис. 1. Окрашены в основном прицентромыеern районы

Места сбора и числа хромосом изученных кавказских видов рода *Paeonia*

Вид	Место сбора	2n
P. caucasica N. Schipsz.	ГССР, Мцхетский р-н, окр. пос. Сагурамо;	10
	ГССР, Боржомский р-н, окр. пос. Даба	10
P. mlokosewitschii Lomak.	ГССР, Лагодехский заповедник;	10
	ГССР, Цители-Цкароитский р-н, окр. пос. Кеди	10
P. ruprechtiana Kem.-Nath.	ГССР, Харагоульский р-н, окр. с. Парцхнали	10
P. tenuifolia L.	ГССР, Цители-Цкароитский р-н, Ширакская степь	10
P. lagodechiana Kem.-Nath.	ГССР, Лагодехский заповедник	10
P. wittmanniana Hartw. ex Lindl.	ГССР, Абхазия	20
P. steveniana Kem.-Nath.	ГССР, Боржомский р-н, окр. пос. Бакуриани	20
P. macrophylla (N. Alb.) Lomak.	ГССР, Аджария;	20
	ГССР, Нижняя Сванетия, окр. с. Корулдаш	20
P. tomentosa (Lomak.) N. Busch	АзССР, Ленкоранский р-н, окр. с. Лерик	20

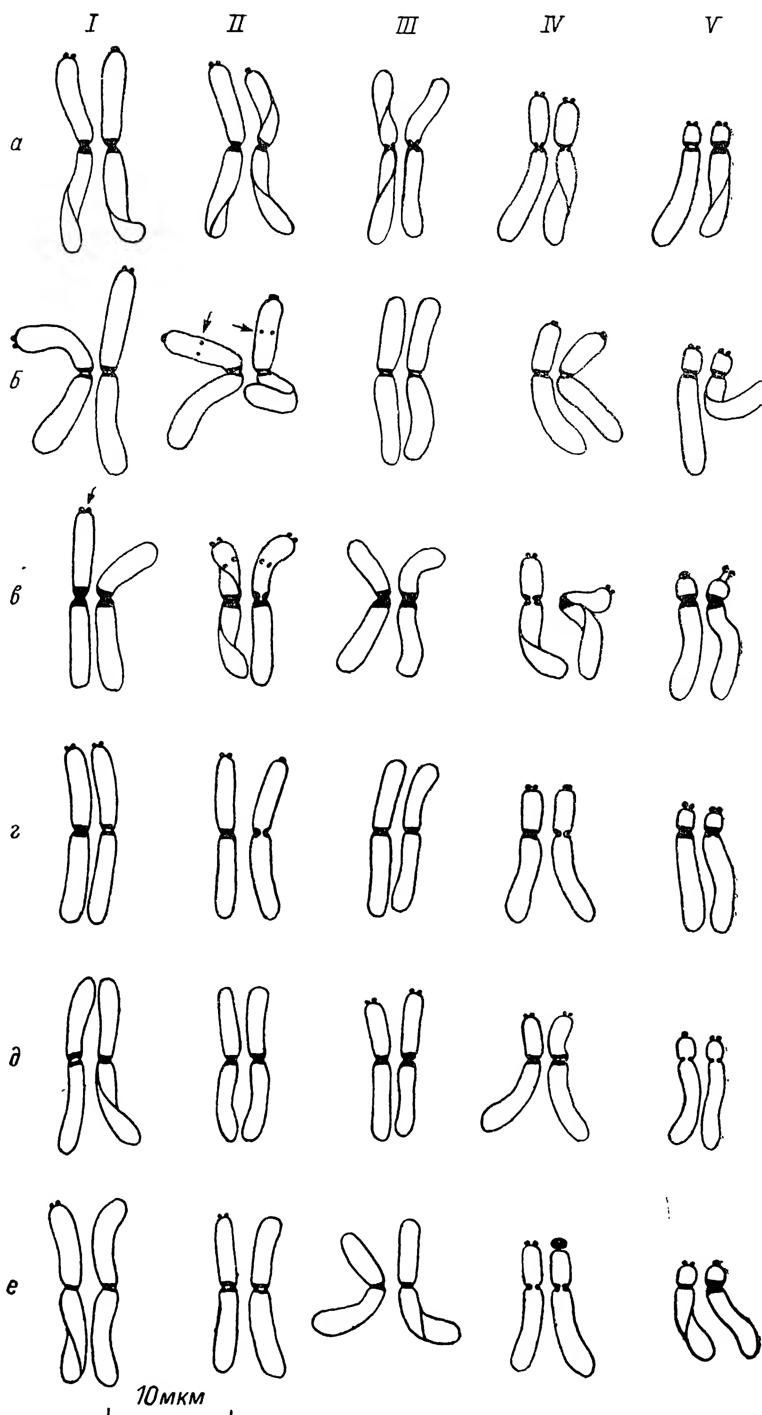


Рис. 1. Расположение С-сегментов на хромосомах диплоидных видов рода *Paeonia*.

а — *P. mlokosewitschii*, *б* — *P. ruprechtiana*, *в* — *P. caucasica* из Сагурамо, *г* — *P. caucasica* из Даба, *д* — *P. tenuifolia*, *е* — *P. lagodechiana*. Здесь и на рис. 2 стрелками обозначены сегменты, наблюдавшиеся лишь одно- или двукратно.

и спутники. Размеры сегментов показаны лишь приблизительно, так как они оказались слишком малы для их точного измерения. Тем не менее можно условно выделить 3 типа прицентромерных сегментов — крупные, средние и мелкие (последние всегда точечные).

У *P. mlokosewitschii* (рис. 1, *а*) прицентромерные сегменты I пары хромосом можно рассматривать как крупные, а II—V пары — как средние. Спутничными у этого вида являются все пары хромосом, кроме III. Интеркалярных сегментов не обнаружено. При сравнении растений из двух мест произрастания (окр. пос. Кеди и Лагодехский заповедник) различий между ними не было выявлено, поэтому мы приводим лишь один рисунок для этого вида.

У *P. ruprechtiana* (рис. 1, *б*) все прицентромерные сегменты можно охарактеризовать как средние; спутничными являются все хромосомы, кроме III пары, а у II пары хромосом в 2 случаях из 5 отмечались точечные интеркалярные сегменты в середине короткого плеча.

У *P. caucasica* из Сагурамо (рис. 1, *в*) гетерохроматиновые прицентромерные сегменты I—III и V пар хромосом крупные, а IV пары — средние, спутничными являются II, IV и V пары хромосом, у I пары спутник был обнаружен лишь дважды у одной из гомологичных хромосом. В середине короткого плеча II пары хромосом имеется точечный интеркалярный сегмент. Метафазная пластинка и интерфазное ядро с хромоцентрами этого вида показаны на таблице на вклейке, *в*, *г*.

У *P. caucasica* из Даба (рис. 1, *г*; см. таблицу на вклейке, *д*) прицентромерные сегменты хромосом I—IV пар можно отнести к средним, а хромосом V пары — к крупным. Спутничными являются все пары хромосом, кроме III. Интеркалярных сегментов не обнаружено.

У *P. tenuifolia* (рис. 1, *д*; см. таблицу на вклейке, *а*, *б*) прицентромерные гетерохроматиновые сегменты хромосом I—IV пар можно рассматривать как средние, а хромосом V пары — как мелкие, точечные. Спутники имеются у III, IV, V пар хромосом. Следует отметить, что спутники у III пары хромосом при окраске по Фёльгену (Пунина, 1987) не были отмечены и их удалось выявить только с помощью дифференциального окрашивания.

У *P. lagodechiana*, который является природным интрогрессивным гибридом между *P. caucasica* и *P. mlokosewitschii*, дифференциальное окрашивание (рис. 1, *е*; см. таблицу на вклейке, *к*) выявило прицентромерные гетерохроматиновые сегменты среднего размера у I—IV пар хромосом, а V пара оказалась гетероморфной — одна хромосома из пары имела средний, а другая — крупный сегмент. I, II и IV пары оказались гетероморфными и по спутникам — в I и II парах спутник присутствовал только у одной хромосомы из пары, а у IV пары одна хромосома имела необычно крупный спутник, что было показано ранее (Пунина, 1987) при морфометрическом анализе хромосом этого растения.

У тетраплоидных видов распределение гетерохроматиновых сегментов оказалось более разнообразным. У *P. wittmanniana* (рис. 2, *а*; см. таблицу на вклейке, *е*, *ж*) все пары хромосом имеют прицентромерные гетерохроматиновые сегменты среднего размера. I—II и VII—X пары хромосом являются спутничными. Кроме того, однократно был отмечен гетерохроматиновый спутник у одного из гомологов IV пары. На коротком плече одной хромосомы из III пары постоянно отмечался точечный интеркалярный сегмент.

У *P. steveniana* (рис. 2, *б*) I—IV, VI, VII и IX пары хромосом имели прицентромерные гетерохроматиновые сегменты среднего размера. Прицентромерные сегменты X пары были мелкие, точечные, а V и VIII пары — гетероморфные, только одна из гомологичных хромосом V пары содержит прицентромерный сегмент среднего размера, а одна из VIII пары — мелкий точечный сегмент. Гетерохроматиновые спутники постоянно наблюдались на коротких плечах у II и VII—X пар хромосом и эпизодически — у одной из хромосом III

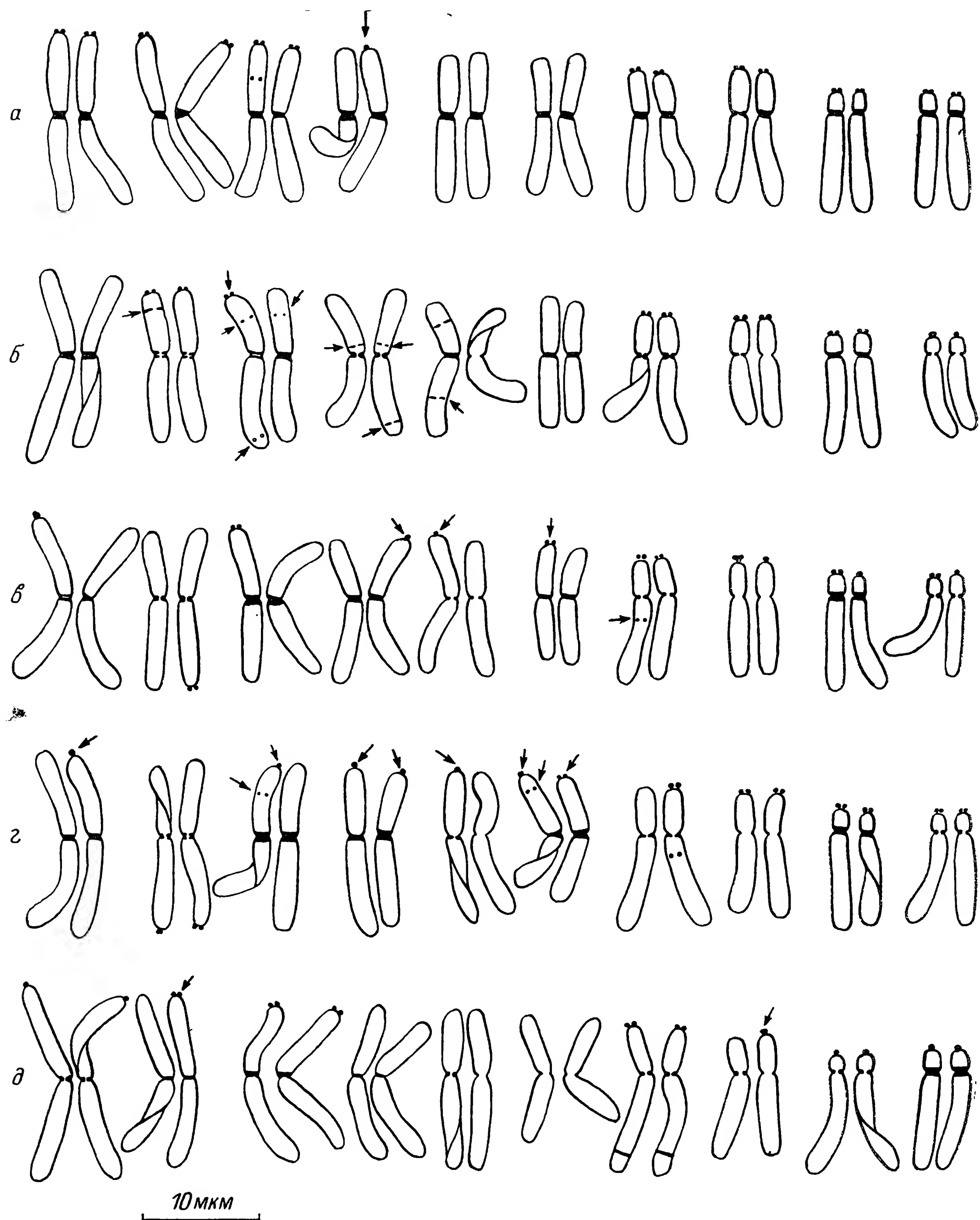


Рис. 2. Расположение С-сегментов на хромосомах тетраплоидных видов рода *Paeonia*.

а — *P. wittmanniana*, *б* — *P. steveniana*, *в* — *P. macrophylla* из Аджарии, *г* — *P. macrophylla* из Сванетии, *д* — *P. tomentosa*.

пары. Интеркалярные точечные сегменты наблюдались эпизодически на различных участках хромосом II—IV пар.

У *P. macrophylla* из Аджарии (рис. 2, *в*) III и IX пары хромосом имеют крупные прицентромерные сегменты, I, II, IV, VI пары — средние, V, VII, X пары — мелкие, точечные. VIII пара не содержит прицентромерного гетерохроматина.

Спутники наблюдались постоянно на коротких плечах VII—X пар хромосом, на коротком плече одной из хромосом I и III пар и на длинном плече одной из хромосом II пары. На коротких плечах IV и V пар спутники отмечены эпизодически. Точечный интеркалярный сегмент наблюдался однократно на длинном плече одной из хромосом VII пары.

У *P. macrophylla* из Сванетии (рис. 2, *г*; см. таблицу на вклейке, *з*) отмечены крупные прицентромерные сегменты III, VI, IX пар хромосом и одной хромосомы из IV пары. Сегменты среднего размера наблюдались у I и II пар хромосом. Отмечены мелкие сегменты VII и X пар хромосом, а также одной хромосомы из V пары. На VIII паре хромосом прицентромерные гетерохроматиновые сегменты отсутствуют, как и на одной хромосоме из V пары. Спутники постоянно наблюдались на коротких плечах VIII—X пар хромосом и одной из хромосом VII пары, а также на длинных плечах хромосом II пары. Эпизодически отмечались спутники на коротких плечах III—VI пар хромосом. Точечный интеркалярный сегмент всегда наблюдался на длинном плече спутничной хромосомы VII пары. Однократно наблюдались интеркалярные сегменты на коротком плече одной из хромосом III и VI пар.

У *P. tomentosa* (рис. 2, *д*; см. таблицу на вклейке, *и*) крупные прицентромерные сегменты присутствуют на X паре хромосом, средние — на III паре, причем локализованы эти сегменты только на коротких плечах хромосом, а мелкие — на I, II, IV, VII, IX парах хромосом и на одном из гомологов V и VIII пар. Прицентромерный гетерохроматин полностью отсутствовал у VI пары хромосом и одной из хромосом V и VIII пар. Спутники наблюдались постоянно на коротких плечах I, III, VII, IX и X пар хромосом, а эпизодически — на коротком плече одной из хромосом II и VIII пар. Интеркалярный сегмент среднего размера локализуется на длинных плечах хромосом VII пары.

Обсуждение

Проведенное исследование показало значительное сходство в характере расположения гетерохроматиновых сегментов хромосом у диплоидных видов рода *Paeonia* — *P. mlokosewitschii*, *P. caucasica* и *P. ruprechtiana*. Однако *P. mlokosewitschii*, несомненно, является самостоятельным видом, так как по совокупности внешнеморфологических признаков он хорошо отличается от других диплоидных кавказских пионов. Вместе с тем показаны сходство кариотипа этого вида с кариотипами *P. caucasica* и *P. ruprechtiana* (Пунина, 1987), легкость его скрещивания (как искусственного, так и естественного) с *P. caucasica* (Кахеладзе, 1965; Кемулария-Натадзе, 1980), а также сходство анатомического строения спермодермы этого вида с таковой у *P. caucasica* (Меликян, Аствацатрян, 1971). Это свидетельствует о близости *P. mlokosewitschii* и *P. caucasica*, поэтому нам представляется нецелесообразным включать эти виды в разные секции, как это делает Кемулария-Натадзе (1961), или подсекции, как М. С. Успенская (1987). Однако мы воздержимся от окончательного установления места *P. mlokosewitschii* в системе рода до тех пор, пока не будут получены дополнительные сведения об этих видах.

При анализе распределения С-сегментов в хромосомах *P. ruprechtiana* выяснилось, что рисунки С-сегментов у *P. caucasica* и *P. ruprechtiana* отличаются друг от друга не более, чем рисунки С-сегментов у *P. caucasica* из разных мест сбора. Морфологически *P. ruprechtiana* также очень сходен с *P. caucasica*, что позволяет усомниться в его самостоятельности. Однако, как было показано ранее (Пунина, 1987), если хромосомы у *P. caucasica* из разных мест сбора одинаковы по абсолютным размерам, то у *P. ruprechtiana* они крупнее, чем у *P. caucasica*. Поэтому мы опять-таки воздерживаемся от окончательного решения о систематическом положении *P. ruprechtiana* до тех пор, пока не будут получены данные о содержании ДНК у кавказских видов рода *Paeonia*.

P. tenuifolia по рисунку распределения С-сегментов хорошо отличается от остальных диплоидных видов. Так, у него никогда не отмечались спутники у I и II пар хромосом, а у III пары, напротив, они наблюдались, причем были обнаружены здесь только с помощью дифференциального окрашивания. У V пары хромосом *P. tenuifolia* очень мало прицентромерного гетерохроматина, так что сегмент представляет собой не полоску, как у остальных видов, а мелкие парные точки. Следует отметить, что показанное нами расположение С-сегментов на хромосомах *P. tenuifolia* в основных чертах соответствует расположению ядрышкоорганизующих районов, отмеченному T. Shwarzacher-Robinson (1986) при окраске нитратом серебра.

У тетраплоидных кавказских видов *Paeonia* картина распределения С-сегментов оказалась более разнообразной, чем у диплоидных. Так, у *P. wittmanniana* не обнаружено каких-либо значительных различий в распределении С-сегментов у I и II, III и IV, V и VI, VII и VIII, IX и X пар хромосом. Сходство этих пар по абсолютной длине и центромерному индексу было показано ранее (Пунина, 1987). У этого вида можно выделить не пары, а «четверки» хромосом. Поэтому *P. wittmanniana* является автотетраплоидным видом и рисунок дифференциального окрашивания хромосом это подтверждает.

Иная картина распределения гетерохроматиновых сегментов наблюдается у *P. steveniana* и *P. macrophylla*. У этих видов все пары хромосом хорошо различаются по размерам прицентромерных сегментов. Различия I и II, III и IV, V и VI, VII и VIII, IX и X пар хромосом по абсолютной длине и центромерному индексу, показанные ранее (Пунина, 1987), позволили предположить, что эти виды имеют аллотетраплоидное, т. е. гибридное происхождение. Рисунок дифференциального окрашивания также свидетельствует об этом. На рис. 2 (*б—г*) видно, что почти каждая «четверка» хромосом, близких по центромерному индексу, содержит I пару с крупными или средними прицентромерными сегментами и I пару с мелкими сегментами или вообще без сегментов.

Следует отметить, что число и расположение спутников у этих видов несколько не соответствовали тем, которые были установлены при морфометрическом анализе хромосом с окраской по Фёльгену (Пунина, 1987). При таком окрашивании притянутый или подогнувшийся спутник различить невозможно, и, если у какой-либо пары хромосом спутник был замечен хотя бы однажды, эту пару считали спутничной. В настоящем исследовании хромосома считалась спутничной, если окрашенный спутник был обнаружен у нее не менее трех раз. При окраске по Гимза выяснилось, что некоторые хромосомные пары являются гетероморфными по спутникам, как, например, VII пара хромосом *P. macrophylla* из Сванетии.

При сравнении хромосом *P. macrophylla* из разных мест сбора обнаружилось, что отличия между этими популяциями невелики, несмотря на значительную географическую удаленность друг от друга.

У *P. steveniana* картина распределения гетерохроматиновых сегментов сходна с таковой у *P. macrophylla*, поэтому возникают сомнения, является ли *P. steveniana*, выделенный Кемулария-Натадзе (1961), самостоятельным видом. Успенская (1987), проанализировав 17 видов рода *Paeonia* по 24 морфологическим признакам, установила, что *P. macrophylla* и *P. steveniana* различаются только по одному из них. Ареалы этих видов перекрываются. Поэтому мы считаем возможным допустить, что *P. steveniana* и *P. macrophylla* являются не самостоятельными видами, а лишь разновидностями одного вида.

При анализе распределения гетерохроматиновых сегментов у *P. tomentosa* прежде всего заметно их малое количество. У этого вида из 20 хромосом 4 вовсе не содержат прицентромерного гетерохроматина, а 8 имеют мелкие, точечные прицентромерные блоки. На длинном плече VII пары хромосом имеется интеркалярный сегмент, у других видов никогда не наблюдавшийся. Пары хромосом IX и X в отличие от гомеологов у *P. steveniana* и *P. macrophylla* как бы «меня-

ются местами»: более длинная пара имеет мелкий, точечный прицентромерный блок, а более короткая — крупный; тогда как у *P. steveniana* и *P. macrophylla* — наоборот. Таким образом, *P. tomentosa* хорошо отличается от других тетраплоидных видов, в особенности от *P. wittmanniana*, который, как было показано выше, является автотетраплоидом. На основании этих принципиальных различий в происхождении мы считаем неправильным объединять данные виды в одну серию, как это делают Кемулария-Натадзе (1961) и Успенская (1987), и предполагаем, что *P. tomentosa* и *P. wittmanniana* относятся к разным сериям.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И. О дифференциальном окрашивании хромосом растений на примере *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce // Тр. по прикл. бот., генет., сел. 1977. Т. 60, вып. 2. С. 124—127. — *Кахеладзе Н. А.* Вопрос о происхождении вида *Paeonia chamaeleon* Troitz. и его экспериментальный анализ // Вопр. интродукции раст. и зел. строит. 1965. № 2. С. 75—84. — *Кемулария-Натадзе Л. М.* Кавказские представители рода *Paeonia* L. // Тр. Тбил. бот. ин-та. 1961. Т. 21. С. 3—51. — *Кемулария-Натадзе Л. М.* К вопросу номенклатуры и таксономии *Paeonia chamaeleon* Troitzky и его близких видов // Заметки системат., геогр. раст. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1980. Вып. 36. С. 22—24. — *Меликян А. П., Аствацатрян Н. З.* Сравнительная анатомия спермодермы представителей рода *Paeonia* в связи с их филогенией // Биол. журн. Армении. 1971. Т. 24, № 2. С. 54—60. — *Пунина Е. О.* Кариологическое изучение кавказских видов рода *Paeonia* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1504—1514. — *Успенская М. С.* Дополнение к системе рода *Paeonia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1987. Т. 92, вып. 3. С. 79—85. — *Friebe B.* Specifische Giemsa-Färbung von heterochromatischen Chromosomensegmenten bei *Vicia faba*, *Allium cepa* und *Paeonia tenuifolia* // Theoret. appl. Genet. 1976. Vol. 47, N 6. P. 275—283. — *Nakamura T., Nomoto N.* Cytological studies in the family *Paeoniaceae*. II. C-banding patterns of somatic chromosomes // Chromos. Inform. Service. 1982. N 32. P. 9—11. — *Schwarzacher-Robinson T.* Meiosis, SC-formation and karyotype structure in diploid *Paeonia tenuifolia* and tetraploid *P. officinalis* // Plant Syst. Evol. 1986. Vol. 54, N 3. P. 259—274.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 6 V 1988.

УДК 581.9 (234.85)(234.82)(045)

Бот. журн., т. 74, № 3

В. В. Морозов, А. Н. Кулиев

О НЕКОТОРЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РУБЕЖАХ В СВЕТЕ НОВЫХ НАХОДОК НА ВОСТОКЕ БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ И ЗАПАДНОМ МАКРОСКЛОНЕ ПОЛЯРНОГО УРАЛА

V. V. MOROZOV, A. N. KULIEV. ON SOME FLORISTIC BOUNDARIES IN THE LIGHT OF NEW RECORDS IN THE EAST OF THE BOLSHEZEMELSKAYA TUNDRA AND IN THE WESTERN MACROSLOPE OF THE POLAR URALS

Сообщается о местонахождении 7 новых и распространении 26 видов высших растений на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале. На основе этих и полученных ранее данных определены флористические рубежи для ряда бореальных и арктических видов растений в южных тундрах Приуралья, на Югорском п-ове и Полярном Урале. Показана важная роль изолированных горных редколесий в сохранении бореального флористического элемента в зоне тундр. Рассматривается роль исторических процессов в становлении современного облика флоры региона.

В результате проведенного в 1982—1985 гг. флористического обследования восточных районов Большеземельской тундры и западного макросклона Полярного Урала обнаружены новые для этих районов 16 видов высших растений

(Кулиев, Морозов, 1988). В летние периоды 1986—1987 гг. уточнялись границы распространения бореальных и арктических видов растений. С этой целью осуществлено маршрутное и стационарное обследование хребтов Енганэ-Пэ, Манита-Нырд, Ния-Хой, долины р. Малой Усы в пределах Полярного Урала вверх до оз. Усваты, долины р. Кары от истоков до устья р. Силоваяхи и долины р. Силоваяхи вверх до устья ручья Егортывис, а также водораздельные пространства междуречья рек Кары и Силоваяхи. В результате обнаружено 7 новых для района и дополнены сведения о распространении еще 26 видов высших растений.

Гербарные экземпляры, подтверждающие находки этих растений, хранятся в Гербарии ВНИИ охраны природы и заповедного дела Госагропрома СССР, дублеты некоторых растений переданы в Гербарий Коми филиала АН СССР.

Dryopteris carthusiana (Vill.) H. P. Fuchs. Бореальный, в основном европейский вид. Небольшая группа из 12—15 растений обнаружена 30 VIII 1987 г. на границе зарослей ольховника возле каменистой россыпи на западном склоне хр. Енганэ-Пэ к р. Манюкуяхе. Это вторая находка вида в горах Полярного Урала.

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt. Бореальный евразиатско-американский вид. Куртина из 20 вай найдена 8 VIII 1986 г. в расщелине огромного валуна на крупноглыбистой россыпи возле лиственнично-березового редколесья на южном склоне горы в верховьях р. Большой Усы. Впервые приводится для западного макросклона Полярного Урала. Наряду с находкой в среднем течении р. Хадаты (Игошина, 1966) это самое северное место произрастания вида.

Gymnocarpium dryopteris (L.) Newn. Циркумбореальный вид. До последнего времени считалось, что на западном макросклоне Полярного Урала этот вид доходит до верховьев р. Лагорты (Флора северо-востока европейской части СССР, 1974), на восточном макросклоне — до верховьев рек Соби и Хадыты (Игошина, 1966). По нашим данным, этот папоротник распространен значительно севернее и доходит до верховьев р. Кары. *G. dryopteris* в южной части обследованной территории связан с островными горными редколесьями (хребты Енганэ-Пэ и Манита-Нырд), на севере — с выходами коренных пород и россыпями на склонах гор. Этот вид обычен для березово-лиственничного редколесья, расположенного на южном склоне гор в верховьях р. Большой Усы, где образует густые заросли под пологом березы. Найден также 20 VIII 1987 г. в верховьях р. Малой Усы в каньоне ручья, впадающего напротив устья р. Сауришор, где он произрастал на крутой осыпи под кустами рябины. В Верхнекарском каньоне обитает на скалах, сложенных кварцитами, а также в березняке на крутом щебнистом склоне при слиянии рек Большой и Малой Кары.

Cryptogramma stelleri (Gmel.) Prantl. Тенелюбивый скальный вид. Ранее не отмечался севернее хр. Сабли Приполярного Урала (Игошина, 1966). Нами обнаружен в долинах рек Воркуты, Ельца, Ния-Ю, Нярмаяхи, правда, везде в небольших количествах по сырым местам под карнизами скал и в пещерках (Кулиев, 1980; Кулиев, Морозов, 1988). В 1987 г. *C. stelleri* встречена в нескольких точках по долине р. Кары по хорошо увлажненным местам на выходах коренных пород: в устье р. Нерусовейяхи, на Буредане (скальный каньон из доломитов выше устья ручья Даркашор), на Беломраморном каньоне в 5 км выше устья р. Нярмаяхи и на Верхнекарском каньоне.

Athyrium distentifolium Tausch. ex Opiz. Субальпийский гренландско-евразиатский вид. 8 VIII 1986 г. обнаружен на южном склоне гор в верховьях р. Большой Усы. Две небольшие группы из 20 и 30 растений произрастали на злаково-разнотравных луговинах ложбин стока, расположенных выше березово-лиственничного редколесья. Еще 2—3 десятка особей найдены на границе россыпи под небольшим березняком со злаково-разнотравными полянами. Заросли из нескольких десятков этих растений отмечены на открытом луговом

склоне в каньоне ручья под горой Сарт-Пэ. Данное местообитание — второе для Полярного Урала и самое северное.

В литературе сведения по сем. *Polypodiaceae* скудны (Игошина, 1966; Флора. . ., 1974; Ребристая, 1977), хотя на данной территории обитает 14 видов папоротников. Как правило, приводятся сведения о 4 видах: *Woodsia glabella* R. Br., *Cystopteris fragilis* (L.) Bernch., *C. dickieana* Sims., *Dryopteris fragrans* (L.) Schott. Но кроме них, по нашим сведениям, также хорошо распространены *Gymnocarpium dryopteris* и *Cryptogramma stelleri*, которые часто произрастают на выходах коренных пород в долинах рек или на россыпях.

Milium effusum L. Бореально-неморальный вид. Обычен (обилие — *sp.*) в разнотравном еловом редколесье горы Южной хр. Енганэ-Пэ и на разнотравных участках лиственничного редколесья на восточном склоне того же хребта. Изредка (обилие — *sol.*) попадается на разнотравных лужайках в березово-лиственничном редколесье в верховьях р. Большой Усы и среди крупнотравья на луговинах небольших ручьев, стекающих с южного склона хр. Оченырд и впадающих в р. Большую Кару. Цветет в середине—конце августа (1986—1987 г.). Наши находки отодвигают северную границу произрастания вида на Полярном Урале на целый градус.

Pleuropogon sabinii R. Br. Арктический почти циркумполярный вид. В небольшом количестве найден в верховьях р. Малой Усы на южном берегу оз. Усваты, на сыром галечнике и в осоковом болотце в устье ручья, впадающего в озеро. Цветение наблюдалось 18—20 VIII 1987 г. Эта находка — вторая для Полярного Урала.

Carex adelostoma V. Krecz. Гренландско-скандинавский вид. В малом числе (обилие — *un.*) произрастает в долине р. Елец на выходах известняков у железнодорожной станции Береговая, на сухих склонах южной экспозиции. Впервые приводится для Полярного Урала.

Carex media R. Br. Арктоальпийский, преимущественно азиатский вид. В очень небольшом числе (обилие — *un.*) найден на сырой замоховелой луговине у ручья в разнотравном еловом редколесье хр. Енганэ-Пэ и среди камней в разнотравных разреженных группировках в ущелье Диоритовом хр. Манита-Нырд. Три растения обнаружены на разнотравной лужайке возле ивняковых зарослей на южном крутом склоне ручья Егортывис (правый приток р. Силоваяхи примерно в 20 км от ее устья). Последняя точка — самая северная из известных для региона и первая для Пай-Хоя.

Gagea samojedorum Grossh. Уральский горный вид (эндемик Урала). Впервые найден на Полярном Урале в 1982 г. (Кулиев, Старков, 1982). Одиночные растения встречены в 1987 г. на горе Южной хр. Енганэ-Пэ по берегам ручья выше разнотравного ельника, а также на берегу безымянного притока р. Малой Пайпудыны в 3 км выше ж.-д. моста. Совершенно неожиданно он обнаружен в 1986 г. в разнотравных пойменных ивняках р. Безымянки в окрестностях г. Воркуты. Эта точка отстоит от ближайшего места обитания на Полярном Урале (хр. Енганэ-Пэ) на 60 км. В горах *G. samojedorum* приурочен к ключам и берегам ручьев, на равнине — к сырым разнотравным луговинам. В природных биотопах в горах плотность обычно не превышает 10—15 экземпляров на 1 м^2. В долине р. Безымянки найдены 3 местообитания *G. samojedorum*. Они расположены у подножья склонов террас в местах с долгим лежанием снега. Снежники всю весну и в начале лета постоянно создают избыточное увлажнение на разнотравных луговинах (пока идет развитие вида). Здесь плотность составляет 30—40, а иногда и более экземпляров на 1 м^2. Возрастание плотности в данном случае связано с нарушением кустарникового яруса тракторами при строительстве высоковольтной линии. Наибольшие плотности вида отмечены в колеях, оставленных гусеницами тракторов.

Анализ современного распространения *G. samojedorum* позволяет предположить, что вид обитал и в предгорьях, но затем отступил и сохранился на

Полярном Урале. Вполне возможно более широкое размещение его на обследованной территории, так как *G. samojedorum* отцветает к началу июля (нами массовое цветение зарегистрировано 24 VI—2 VII 1986 г. и 1 VII 1987 г.), затем скрывается развивающимся разнотравьем, в дальнейшем найти его очень трудно. Для обнаружения промежуточных местообитаний нужно провести целенаправленные исследования в середине—конце июня в период активного цветения.

Goodyera repens (L.) R. Br. Бореальный евразиатский вид. Цветущие растения найдены 14 VII 1987 г. в разнотравных ивняках выше верхней границы елового редколесья на горе Южной хр. Енганэ-Пэ. Наряду с нашей же более ранней находкой (Кулиев, Морозов, 1988) — это вторая встреча гудайеры для Полярного Урала.

Salix myrtilloides L. Бореальный евразиатский вид. Обнаружен на заболоченной террасе р. Хальмер-Ю у водопада под отрогами горы Пембой, 6 VII 1987 г. обильно цвел. 2 VIII 1987 г. плодоносящие растения собраны на осоково-моховых мочажинах среди плоскобугристых торфяников по левобережью р. Кары ниже устья ручья Хальмершор. Эти находки заполняют кажущийся пробел в распространении данной ивы между реками Воркутой, Коротаихой и устьем р. Нерусовейяхи.

Dianthus superbus L. Бореальный евразиатский вид. По пойменным лугам р. Кары проникает к северу до устья р. Нерусовейяхи, где обилие этого вида составляет *un*. Южнее вид становится более обычным, а на пойменных лугах у Верхнекарского каньона его обилие достигает *sp*.

Ranunculus repens L. Бореальный евразиатский влаголюбивый вид. В небольшом количестве (обилие — *sol.*) попадается среди разнотравных ивняков в долине р. Кары, где она имеет широкую долину с обширными пойменными участками и множеством островов. Наиболее северное местонахождение — пойма р. Кары в 2—3 км ниже устья ручья Хальмершор.

Erysimum pallasi (Pursh) Fernald. Арктический азиатско-американский вид. Несколько особей собраны в несомкнутых разнотравных группировках на скалах р. Силоваяхи в 1.5 км ниже устья ее правого притока р. Нядэйяхи. К 23 VII 1987 г. растения отцвели. Обнаружен также в верхнем течении р. Кары на скалах южной экспозиции Верхнекарского каньона, где растения обитали на маленьких площадках уступов скал у верхней кромки обрывов. 18 VIII 1987 г. большинство особей уже заканчивало плодоношение. Это первая находка вида для тундр Пай-Хоя и Полярного Урала, ближайшее место обитания — Северный остров Новой Земли (Арктическая флора СССР, 1975).

Alyssum obovatum (C. A. Mey.) Turcz. Азиатский криофильно-степной вид. Найден в 1987 г. на Пай-Хое в нижнем течении р. Силоваяхи, в 5—6 км выше ее устья. Растения селились на микроплощадках, усыпанных каменистой дресвой, на верхней кромке скального каньона и на южном склоне крутого берега реки, занятого каменистой россыпью. 23 июля часть особей обильно цвела, часть уже заканчивала цветение. Ближайшее место произрастания бурачка — верховья р. Соби (Игошина, 1966).

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. Бореальный евразиатский вид. Доходит до долины р. Кары, где обитает в разнотравных ивняках по ложбинам стока у Верхнекарского каньона. 18—20 VIII 1987 г. наблюдалось массовое цветение. Это самая северная находка таволги на Полярном Урале.

Viola canina L. Бореальный западноевропейский вид. Обнаружен в 1987 г. на горе Южной хр. Енганэ-Пэ. 14 июля обильно цветущие растения собраны в разнотравных группировках на склоне нагорной террасы выше елового редколесья. Это первая встреча вида на Полярном Урале, ранее не отмечавшегося севернее хр. Сабли Приполярного Урала (Игошина, 1966).

Viola rupestris F. W. Schmidt. Лесостепной евразиатский вид. Несколько цветущих экземпляров обнаружены 15 VI 1986 г. в пойме р. Усы в 2 км выше устья ручья Кечшор. Растения обитали в несомкнутых разнотравных группи-

ровках среди щебня у подножья известняковых скал. Настоящее местообитание — наиболее северное в бассейне р. Усы.

Conioselinum vaginatum (Spreng.) Tell. Бореальный евразиатский вид. До последнего времени наиболее северным из известных мест произрастания гирчовника считалось верховье р. Кары (Ребристая, 1977). По нашим данным, изредка (обилие — *un.—sol.*) встречается в разнотравных группировках на скалах и по луговинам в поймах рек Кары и Силоваяхи вплоть до устья последней. Обнаружен на всех осмотренных обнажениях скал. Цветение — конец июля—начало августа.

Chamaepericlymenum suecicum (L.) Graebn. Гипоарктический амфиокеанический вид. Небольшие заросли дерена найдены на восточном склоне хр. Енганэ-Пэ, в лиственничном редколесье на сырой разнотравно-моховой луговине на берегу ключа. 28 VII 1986 г. наблюдалось массовое цветение. Впервые приводится для Полярного Урала, к тому же это самое восточное местонахождение вида.

Pyrola minor L. Циркумбореальный вид. Собран в 1983 г. В. Н. Калякиным в северных отрогах Пай-Хоя, в долине р. Черной. Это первая встреча вида на Югорском п-ове.

Cortusa matthioli L. Бореальный евразиатский вид. Собран в 1983 г. В. Н. Калякиным на Пай-Хое в долине р. Большой Ою (Великой). Ближайшие места находок вида — дельта р. Печоры и западное побережье Хайпудырской губы (Флора северо-востока европейской части СССР, 1977). И. А. Перфильевым (1936) приводится для Вайгача, но в Арктической флоре СССР, т. 8 (1980) эта находка не упоминается.

Pedicularis dasyantha (Trautv.) Hadač. Арктический западноевразиатский вид. Редко встречается (одиночные растения) по выходам карбонатных пород в долине р. Кары; плодоносящие растения собраны 28 VII 1987 г. в щебнистых тундрах обдуваемых бугров над выходами доломитов у устья р. Нерусовейяхи и на Буредане. 29 VII 1987 г. несколько особей найдены в ивнячково-моховой тундре у верхней кромки обрывов на Беломраморном каньоне р. Кары.

Приведенные находки наряду с более ранними (Кулиев, Морозов, 1988) свидетельствуют о широком распространении *P. dasyantha* на Пай-Хое и южнее, по выходам основных пород и на моренных грядах вплоть до верховьев р. Кары и горы Пембой.

P. hirsuta L. Арктический, почти циркумполярный вид. Обитает в ивнячково-моховых тундрах (из *Salix polaris* Wahlenb.) по выходам коренных пород в долинах междуречья рек Кары и Силоваяхи к югу до устья ручья Даркашор и Буредана. Встречен в малом числе особей, 24—27 VII 1987 г. обильно цвел. По этим местам проходит южный предел распространения вида на востоке Пай-Хоя.

P. hyperborea Vved. Западносибирский низкоарктический вид. Отцветающие растения найдены в небольшом обилии (*sol.*) 1 VIII 1987 г. на осоково-моховом болоте в пойме р. Кары в 3 км ниже устья р. Лядгейяхи. Это наиболее южная из известных находок вида на крайнем северо-востоке европейской части СССР (Игошина, 1966; Кулиев, Морозов, 1988).

Pinguicula vulgaris L. Гипоарктический вид. Одиночные растения изредка встречаются по границе зарастающих глинистых пятен в кустарничково-моховой тундре урочища Манюку-Пай, возле р. Манюкуяхи близ места ее выхода из хр. Енганэ-Пэ. Кроме того, отмечена в горных тундрах самого хребта у кромки щебнисто-глинистых пятен в ерничково-мохово-лишайниковой тундре. Цветение 24—26 VII 1986 г. Это самое северное местообитание вида в горах Полярного Урала.

Campanula uniflora L. — Арктический чукотско-американско-восточноевропейский вид. Пока был известен для Вайгача и среднего течения р. Кары (Флора. . ., 1977). Цветущие растения собраны нами 28 VII 1985 г. в пятнистой

кустарничково-разнотравно-лишайниковой тундре на бровке коренного берега верховьев р. Нярмаяхи несколько выше устья ее правого притока — р. Хой-Тальбейяхи.

Artemisia norvegica (Wahlenb.) Fries. Арктоальпийский европейский вид. Цветущие растения собраны 23 VII 1987 г. на Пай-Хое в водораздельных тундрах междуречья рек Кары и Силоваяхи. Растения обитали на сухих буграх в ивнячково-лишайниковой пятнистой тундре в верховьях р. Нядэйяхи. До последнего времени для Пай-Хоя не приводилась.

Senecio nemorensis L. Бореальный евразиатский вид. Небольшие группы растений обнаружены у подножья высоких скал южной экспозиции по-над ручьем Камышор в месте выхода его из хр. Енганэ-Пэ. 12 VII 1987 г. отмечено начало цветения. Изредка встречается на разнотравных луговинах в верховьях р. Кары у подножья скал южной экспозиции на выходах кварцитов. Активное цветение мы наблюдали 18—20 VIII 1986. Ранее не отмечался севернее лесотундры (Ребристая, 1977) и р. Большой Хойлы на Полярном Урале (Игошина, 1966).

Cirsium helenioides (L.) Hill. Бореальный сибирский вид. Самая северная точка — в 7 км выше устья р. Лядгейяхи на левобережье р. Кары, где он найден в небольшом количестве по разнотравным ложбинам стока. В верховьях р. Кары и на хр. Оченырд уже обычен.

Crepis multicaulis Ledeb. Арктоальпийский сибирский вид. Ранее отмечался только в бассейне р. Воркуты (Ребристая, 1977; Флора. . ., 1977). Одиночные растения встречены 20 VIII 1986 г. на неполностью задернованной осыпи в разнотравно-злаковых группировках нижней части склона южной экспозиции в верховьях р. Кары.

Настоящие и полученные ранее новые сведения по флоре и растительности Полярного Урала (Кулиев, Морозов, 1988) позволяют сделать некоторые обобщения.

Согласно районированию Арктической флористической области, места наших работ в пределах равнин востока Большеземельской тундры находятся в Предуральском округе Урало-Новоземельской подпровинции (Ребристая, 1977; Юрцев и др., 1978). Эта территория характеризуется ведущим ценотическим положением гипоарктических элементов и существенной ролью бореальных, составляющих от 27—30 % в Хальмеръюском р-не до 40 % в Воркутинском (Ребристая, 1977). Флора Полярного Урала по своему таксономическому составу и набору географических элементов очень близка к флоре востока Большеземельской тундры (Ребристая, 1977). Наши находки еще более свидетельствуют в пользу этой близости. Так, не отмечавшийся ранее на Полярном Урале дерен шведский, представитель сем. *Cornaceae*, обнаружен на хр. Енганэ-Пэ, а бурачок сибирский, представитель рода *Alyssum*, найден на р. Силоваяхе, уже вне гор Полярного Урала. Имеются и другие находки, усиливающие сходство этих двух флор, например, *Gagea samojedorum*, *Pinguicula vulgaris*, *Rubus saxatilis* L. и некоторые другие. Виды, впервые встреченные нами на Полярном Урале и равнинах востока Большеземельской тундры, в основном относятся к группе бореальных и неморально-бореальных видов. Всего таких видов найдено 30, что несколько усиливает роль бореального элемента во флорах востока Большеземельской тундры и Полярного Урала. Наличие значительного числа бореальных видов во флоре свидетельствует о том, что на флору как равнин Приуралья, так и горных районов наиболее сильное влияние оказала эпоха голоценового оптимума, когда в растительном покрове здесь господствовали еловые леса и болота грядово-мочажинного комплекса (Тихомиров, 1941; Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982). В это время леса продвинулись до побережья Северного Ледовитого океана, заняв всю равнину и низкогорья Полярного Урала. Как указывал Б. А. Тихомиров (1941), свидетельством тому могут служить данные о распространении видов бореальной группы. Современные сведения о распро-

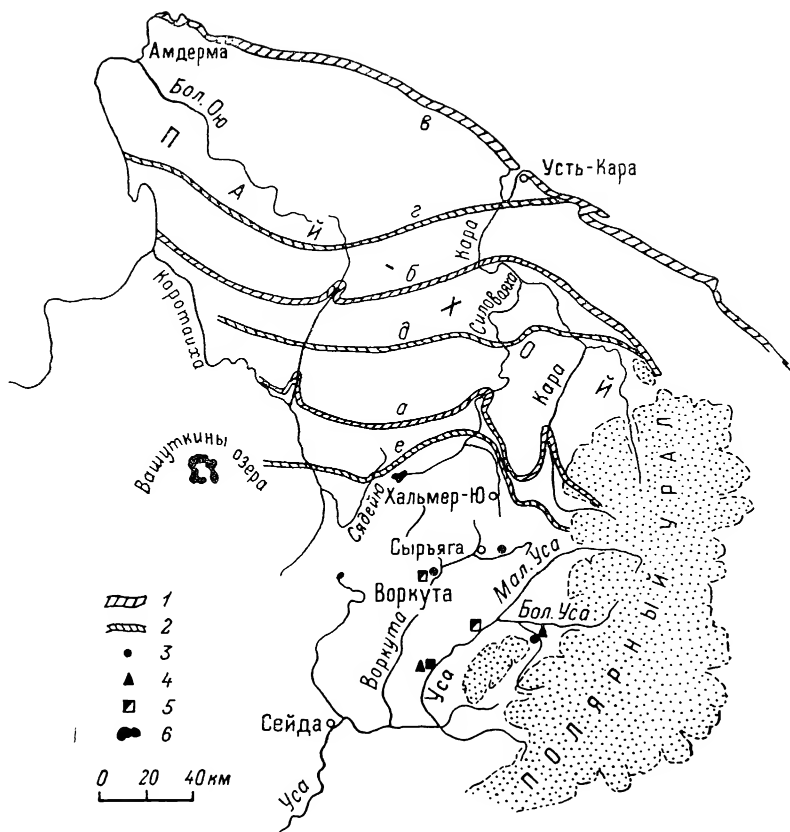
странении таких видов с еще большей убедительностью говорят о том же: *Carex chordorrhiza* Ehrh., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Polygonum bistorta* L., *Stellaria palustris* Retz., *Trollius europaeus* L., *Delphinium elatum* L., *Ranunculus monophyllus* Ovcz., *Comarum palustre* L., *Rubus arcticus* L. и другие виды доходят до пролива Югорский Шар; *Viola epipsilla* Ledeb. и *Myosotis palustris* Lam. найдены А. Н. Лавренко (1982) в окрестностях пос. Амдерма; в центре Пай-Хоя В. Н. Калякиным собраны *Pyrola minor* и *Cortusa matthioli*.

Наряду с распространением бореальных видов растений современное распространение редколесных сообществ на Полярном Урале является дополнительным важным аргументом в пользу того, что наибольшее влияние на современный характер растительности оказали атлантический и последующие периоды голоцена. Похолодание, последовавшее после голоценового оптимума, вызвало отступление лесов, которое, по-видимому, шло постепенно. Деревья отмирали, а спутники леса еще продолжали жить в тундровых сообществах. Еще долго среди тундры оставались островки лесов. Современное размещение островных редколесий на западном макросклоне Полярного Урала в некоторой степени может служить отражением этого процесса. Эти сообщества приурочены к шлейфам делювиальных отложений на склонах гор южной экспозиции и к конусам выноса ручьев.

Островные редколесья играли и играют сейчас важную роль в сохранении бореального элемента во флоре региона. Так, значительной концентрацией бореальных видов отличаются хребты Оченырд и Енганэ-Пэ, что связано с существованием на них в течение длительного времени редколесий, тогда как на равнине леса уже заместились тундрами. На хр. Енганэ-Пэ господствующее положение в растительности занимают сейчас кустарниковые и кустарничковые тундры. Группировки с участием бореальных видов размещаются в защищенных местообитаниях: на склоне южной экспозиции горы Южной, в еловом редколесье и разнотравных ивняках выше ельника, на отвесных скалах и осыпях выходов розовых кварцитов в долине ручья Камышор, на обрывах ручья Тальбейяха-Коче, в лиственничнике на восточном склоне хребта, вдоль хребта на конусах выноса ручьев, в зарослях ольхи на западном склоне хребта. Эти местообитания занимают незначительную часть площади горного массива, существенно обогащая его флору бореальным элементом. Только здесь найдены *Melica nutans* L., *Viola canina*, *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch.

Бореальные виды встречаются по всей обследованной территории, но при продвижении с юга на север их количество падает. На обследованной нами территории выделяются следующие рубежи в распространении бореальных видов. Первым рубежом является хр. Оченырд и его предгорья вместе с долиной р. Кары в ее верховьях (см. рисунок). Хр. Оченырд, выдвинутый в равнинные тундры в юго-западном направлении, имеет обширные площади склонов благоприятной южной и юго-восточной экспозиции. Его вершины высотой до 1360 м над ур. м. защищают тундры подножий и равнинную территорию верхнего течения р. Кары от холодных северных ветров. Это способствует сохранению многих бореальных видов на данном рубеже. Здесь произрастают самые северные березняки на западном макросклоне Полярного Урала. Наличие в данном месте большого числа видов — спутников леса свидетельствует о длительном сохранении лесных сообществ. Севернее этого рубежа не проникают *Gymnocarpium dryopteris*, *Picea obovata* Ledeb., *Milium effusum*, *Poa nemoralis* L., *P. lapponica* Procud., *Betula tortuosa* Ledeb., *Geum rivale* L., *Rosa acicularis* Lindl., *Sorbus sibirica* Hedl., *Filipendula ulmaria*, *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk., *Heracleum sibiricum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *Lamium album* L., *Senecio nemorensis* и др.

Вторым рубежом, играющим важную роль в распространении бореальных видов, являются северные отроги Полярного Урала, на пространстве от Урала до левобережья р. Силоваяхи — северные отроги Пай-Хоя, а далее



Флористические рубежи в распространении растений на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале.

1 — флористические рубежи для бореальных видов: *а* — хр. Оченырд и северная граница кустарниковых тундр, *б* — Пай-Хой и северная оконечность Полярного Урала, *в* — побережье Карского моря; *2* — флористические рубежи для арктических видов: *г* — север Пай-Хоя и побережье Байдарацкой губы, *д* — южное подножье Пай-Хоя, *е* — моренные гряды междуречья рек Кары, Малой Усы и Силоваяхи; *3* — места находок *Androsace bungeana*; *4* — то же *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum*; *5* — то же *Saxifraga oppositifolia*; *6* — озера.

к западу от р. Силоваяхи — южные отроги Пай-Хоя (см. рисунок). Севернее этого рубежа не проникают из кустарников *Spiraea media* Schmidt, *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark., гипоарктические *Juniperus sibirica* Burg. и *Duschekia fruticosa* (Rupr.) Pouzar, среди травянистых растений *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Carex media*, *Dianthus superbus*, *Cardamine macrophylla* Willd., *Conioselinum vaginatum*, *Orthilia obtusata* (Turcz.), *Galium boreale* L., *Linnaea borealis* L., *Solidago virgaurea* L., хотя *Trollius apertus* Perf. ex Igoschina, *Aconitum septentrionale* Koelle, *Archangelica decurrens* Ledeb., *Trientalis europaea* L. по долине р. Кары доходят до берега моря, но отсутствуют в устьях других рек северного побережья. Единичные местонахождения *Botrychium boreale*, *Trisetum sibiricum*, *Orthilia obtusata* и *Linnaea borealis* в центре Пай-Хоя имеют реликтовый характер и в целом общей картины не меняют.

Последним северным рубежом для бореальных видов является побережье Карского моря, которого достигают *Carex chordorrhiza*, *Veratrum lobelianum*, *Trollius europaeus*, *Ranunculus monophyllus*, *Comarum palustre* и некоторые другие (см. выше). Таким образом, на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале в отношении бореального флористического элемента выделяются

3 рубежа: побережье Карского моря, Пай-Хой и северная оконечность Полярного Урала, северная граница кустарниковых тундр и хр. Оченырд (см. рисунок).

Наряду с бореальным важную роль в сложении флоры востока Большеземельской тундры и Полярного Урала играет арктический элемент (Ребристая, 1977). Как полагают, в позднем плейстоцене планетарная регрессия обусловила существенную изоляцию Полярного бассейна. Увеличение площади Арктической суши с наличием сплошного ледяного покрова Северного Ледовитого океана вызвало резкое увеличение степени континентальности климата (Данилов, 1985). В этот период довольно широкое распространение на данной территории получили арктические комплексы. В период голоценового оптимума они были вытеснены лесными и болотными сообществами в верхние пояса гор Полярного Урала и к побережью Карского моря. На основании палеоботанического анализа отложений торфяников и споро-пыльцевых спектров озерных отложений и торфяников принято считать, что южная граница тундр проходила тогда по северному побережью Югорского п-ова и Байдарацкой губы (Тихомиров, 1941; Нейштадт, 1957; Никифорова, 1982). Об этом же свидетельствуют материалы по распространению реликтовых подзолов в тундрах европейского Севера (Ливеровский, 1934). Анализ современного распространения ряда арктических видов растений также свидетельствует в пользу вышесказанного. Имеется разрыв в распространении арктических видов на равнинной территории востока Большеземельской тундры. С одной стороны, они есть на Полярном Урале, а с другой — в наиболее суровых частях севера и северо-запада Югорского п-ова, отсутствуя в промежутке между этими районами. К таким видам относятся *Alopecurus alpinus* Smith., *Pleuropogon sabinii*, *Carex saxatilis* L., *Cerastium regelii* Ostenf., *Ranunculus affinis* R. Br., *Braya purpurascens* (R. Br.) Bunge, *Cochlearia arctica* Schlecht., *Potentilla hyparctica* Malte, *Astragalus umbellatus* Bunge, *Cassiope tetragona* (L.) D. Don, *Diapensia lapponica* L., *Senecio tundricola* Tolmachev и др. Впоследствии, при похолодании и отступлении лесов, арктические виды вновь получили возможность шире расселиться на территории равнин востока Большеземельской тундры. Однако в основном поток мигрантов шел, видимо, с севера и из Сибири; горы Полярного Урала играли меньшую роль, поскольку бореальные и гипоарктические сообщества занимали ведущее положение в предгорьях, как и в настоящее время. Основные пути расселения с гор — по долинам рек, по галечникам и выходам коренных пород и по моренным грядам, оставшимся после периода горно-долинного оледенения на Полярном Урале.

В связи с вышеизложенным отчетливо выделяются три рубежа в распространении арктических видов (см. рисунок). Первый проходит через северные части Пай-Хоя к побережью Байдарацкой губы, южнее которого не встречаются *Ranunculus affinis*, *R. nivalis* L., *Draba oblongata* R. Br., *Braya purpurascens*, *Potentilla hyparctica*, *Androsace triflora* Adams. Второй рубеж проходит вдоль южной кромки Пай-Хоя, южнее которой не найдены на равнине *Festuca vivipara* (L.) Smith, *Astragalus umbellatus*, *Castilleja lapponica* Gand., *Pedicularis hirsuta* и др. Третий рубеж в распространении арктических видов — водораздел рек Малой Усы, Кары и Силоваяхи (см. рисунок), который в значительной степени образован моренными грядами, протянувшимися с юго-востока на северо-запад от истоков р. Большой Сыръяхи почти до среднего течения р. Силоваяхи, где они (моренные гряды) переходят в водораздельные увалы возвышенностей Карабердмусюр, Изъямусюр и др. По этим грядам расселились к югу вплоть до р. Хальмер-Ю и водораздела рек Кары и Малой Усы такие виды, как *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. subsp. *jugoricum* Tolm., *Eutrema edwardsii* R. Br., *Draba lactea* Adams, *Pedicularis dasyantha*, *Oxytropis sordida* (Willd.) Per. Здесь они обитают в сухих дриадовых тундрах вместе с арктоальпийскими видами *Tofieldia coccinea* Rich., *T. pusilla* (Michx.) Pers., *Salix nummularia* Anderss.,

Minuartia rubella (Wahlenb.) Hiern., *Thalictrum alpinum* L., *Parrya nudicaulis* (L.) Boiss., *Draba fladnizensis* Wulf., *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch., *Saxifraga aizoides* L., *S. oppositifolia* L., *Androsace bungeana* Schischk. et Bobr., *Pedicularis amoena* Adams, *Senecio resedifolius* Less., которые встречаются на моренных грядах в достаточном обилии (*sp.—cop.*). *Dryas octopetala* L., *Oxytropis sordida* и *Pedicularis amoena* аспектируют во время цветения. Южнее, в крупноерниковых тундрах у многих арктоальпийских видов распространение имеет локальный характер, места обитания разделены значительными расстояниями: *Androsace bungeana* встречен на скалах у пос. Цементнозаводского, в каньоне на р. Большой Сыръяхе и у р. Ния-Ю; *Oxytropis sordida* — на дриадовом склоне у ручья Денисшор (второй правый приток р. Усы ниже плотины); *Papaver lapponicum* subsp. *jugoricum* — на песчано-гравийных откосах у каньона р. Ния-Ю и на дриадово-разнотравном склоне р. Денисшор; *Saxifraga oppositifolia* — на выходах известняков р. Воркуты и р. Усы выше плотины (см. рисунок).

Особый интерес представляет анализ распространения группы лесо-степных и криофильно-степных видов, обитающих на востоке Большеземельской тундры и Полярном Урале. К ним мы относим *Carex obtusata* Liljebl., *Cerastium arvense* L., *Silene repens* Patr., *Dianthus repens* Willd., *Alyssum obovatum*, *Thlaspi cochleariforme* DC., *Potentilla stipularis* L., *Astragalus igoschinae* R. Kam. et Jurtz., *Viola rupestris*, *Galium verum* L. В своей современной биотопической приуроченности эти виды связаны с луговыми склонами по берегам рек на песчаных грунтах (*Carex obtusata*, *Viola rupestris*, *Cerastium arvense*), с развеваемыми песками по рекам (*Cerastium arvense*, *Dianthus repens*), с пойменными и подгольцовыми лугами (*Thlaspi cochleariforme*, *Galium verum*), с галечниками (*Silene repens*, *Dianthus repens*, *Galium verum*), с выходами коренных пород по долинам рек и скалами в горах (*Dianthus repens*, *Alyssum obovatum*, *Potentilla stipularis*, *Astragalus igoschinae*), с каменистыми россыпями (*Silene repens*, *Dianthus repens*, *Alyssum obovatum*, *Thlaspi cochleariforme*, *Potentilla stipularis*). Проникновение криофильно-степных растений на восток Большеземельской тундры и Полярный Урал, вероятнее всего, связано с периодом позднего плейстоцена, когда в результате комплекса причин (Данилов, 1985) наряду с арктическим широкое распространение получил криофильно-степной элемент флоры. Все вышеперечисленные виды относятся к евразиатской или сибирской долготной группам. Допускается два возможных пути проникновения сибирских плейстоценово-степных (или лесостепных) видов на Урал: южный — из приалтайско-восточноказахстанского центра лесостепного видообразования через Казахский Мелкосопочник или юг Западно-Сибирской равнины на Средний и далее к северу на Полярный Урал, и северный путь — через северную часть Западно-Сибирской низменности. Северный путь имел место в криоаридные интервалы позднего плейстоцена (Камелин, Юрцев, 1982). Однако, несмотря на относительно широкое распространение в то время, сообщества ксерофитов, по-видимому, не являлись зональным типом растительности, господствовали тундры и сухие лиственничные редколесья. «Степняки» были распространены по предгорьям и низкогорьям, по сухим склонам террас в долинах рек, по нарушенным местообитаниям. В период голоценового оптимума криофильно-степные виды, как и арктические, были вытеснены лесными формациями. «Осколки» криофильно-степного элемента в виде отдельных наиболее экологически гибких видов сохранились в долинах рек на обрывах скал и галечниках, а также в горах. Позднейшее отступление лесов в целом не принесло этим видам надежды на расселение, так как климат по-прежнему остался влажным и стал лишь более холодным. Если арктические виды получили возможность усилить свои позиции во флоре, то криофильно-степные — нет. Вероятно, только некоторые из них (*Cerastium arvense*, *Dianthus repens*, *Potentilla stipularis*, *Galium verum*) благодаря своей большей экологической пластичности несколько улучшили свое положение при отступлении лесов, но не более. Более консервативные виды (*Carex obtusata*,

Silene repens, *Thlaspi cochleariforme*, *Astragalus igoschinae*, *Viola rupestris*) в настоящее время характеризуются прерывистым, ограниченным и даже точечным распространением в обследованном нами регионе, и никаких флористических рубежей выявить для этой группы не удается.

Флора современного типа сформировалась на востоке Большеземельской тундры лишь в недавнее время (конец среднего—поздний плейстоцен) и основное ее ядро представляет относительно молодое аллохтонное образование, хотя в горах Полярного Урала имеются виды с реликтовым ареалом, видимо, плиоценового возраста (Ребристая, 1977). Во флоре можно найти следы различных волн миграции растительных комплексов. Основной поток миграции шел на Севере в приморской полосе с востока на запад. Во время раннеголоценовой регрессии была возможна активизация западного направления миграции, с чем связано появление ряда западных арктических видов на востоке Большеземельской тундры (Ребристая, 1977). Менее активный поток арктических видов шел с севера на юг. Навстречу ему двигались «степные» виды. Взаимопроникновение арктических и криофильно-степных элементов флоры осуществлялось по разветвленной сети активно врезающихся долин рек. Активизация эрозионных процессов, выражающаяся во врезе рек, образовании овражной сети и т. п., стимулировалась регрессией Арктического бассейна, т. е. активизацией геологических процессов (Лазуков, 1970). В последующее время с развитием трансгрессивного цикла активность эрозионных процессов упала. Климат становится более умеренным, выпадает большее количество осадков, лето становится прохладнее, зима теплее. Распространяются лесные сообщества (атлантический период среднего голоцена). Арктический и криофильно-степной элементы флоры вытесняются в долины, где они оседают на выходах коренных пород, галечниках и обрывах. И сейчас их размещение по речной сети, в предгорной и низкогорной зонах Полярного Урала показывает, какими путями шла миграция этих видов в прошлом. Непостоянство видового состава на выходах известняков по долинам рек от обнажения к обнажению указывает на то, что в настоящее время обмена видами между ними не происходит. В противном случае флористический состав обнажений, расположенных рядом, был бы одинаков.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1975. Т. 7. 180 с.; 1980. Т. 8. 334 с. — *Данилов И. Д.* Развитие континентальной окраины северной Евразии в позднем Кайнозое // Геология и геоморфология шельфов и материковых склонов. М.: Наука, 1985. С. 48—57. — *Игошина К. Н.* Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука, 1966. С. 135—233. — *Камелин Р. В., Юрцев Б. А.* Новый вид *Astragalus igoschinae* (*Fabaceae*) с Полярного Урала // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1285—1289. — *Кулиев А. Н.* Растительность выходов известняков долины реки Воркуты // Охрана редких растений и фитоценозов. М. 1980. С. 15—21. — *Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Флористические находки на востоке Большеземельской тундры и на Полярном Урале // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 443—445. — *Кулиев А. Н., Морозов В. В.* Островные редколесья западного макросклона Полярного Урала // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 10. С. 1446—1455. — *Кулиев А. Н., Старков В. Г.* О некоторых редких сообществах Полярного Урала // Охрана редких растительных сообществ. М., 1982. С. 17—23. — *Лавренко А. Н.* Новые флористические находки на Северо-Востоке европейской части СССР // Охрана и рациональное использование растительных ресурсов Севера // Тр. Коми фил. АН СССР, 1982. № 56. С. 19—28. — *Лазуков Г. И.* Антропоген северной половины Западной Сибири. М.: Изд-во МГУ, 1970. 332 с. — *Ливеровский Ю. А.* Почвы тундр Северного Края // Тр. Полярной комиссии. Л.: Изд-во АН СССР. 1934. Вып. 19. — *Нейштадт М. И.* История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с. — *Никифорова Л. Д.* Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154—161. — *Перфильев И. А.* Флора Северного края. Архангельск, Ч. 2—3. 1936. 398 с. — *Ребристая О. В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л.: Наука, 1977. 334 с. — *Тихомиров Б. А.* О лесной фазе в послеледниковой истории растительности севера Сибири и ее реликтах в современной тундре // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Вып. 1. С. 315—374. — *Флора* северо-востока европейской

части СССР. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 275 с.; 1977. Т. 4. 312 с. — *Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В.* Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9—104.

ВНИИ охраны природы и заповедного дела
Госагропрома СССР,
Москва, Знаменское-Садки.

Получено 20 XII 1987.

УДК 581.9 (235 : 571.61+571.62)

Бот. журн., т. 74, № 3

С. В. Осипов

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ МЕЗОКОМПЛЕКСА АВЛАЯ ХРЕБТА ЯМ-АЛИНЬ (АМУРО-УДСКОЕ МЕЖДУРЕЧЬЕ)

S. V. OSIPOV. ECOLOGO-COENOTICAL FEATURES OF THE FLORA OF AVLAYA MESOCOMPLEX ON THE YAM-ALIN MOUNTAIN RANGE (THE AMUR-UD INTERFLUVE)

Составлена схема 18 эколого-ценотических групп видов сосудистых растений и ценотически активных видов мхов и лишайников подгольцового и гольцового поясов хр. Ям-Алинь. На ее основе проведено сравнение спектров, характеризующих как ландшафт в целом, так и один из типов его мезокомплексов — авлаю. Дана общая характеристика авлаи — безлесных долин подгольцового пояса. Отмечены сходные мезокомплексы в других районах Восточной Сибири и Дальнего Востока.

Хр. Ям-Алинь входит в горную систему, образованную хребтами Буреинский, Дуссе-Алинь, Эзоп, Тайканский, Селемджинский и другими, обособленную от соседних горных систем долинами рек Амур, Зея, Уда. Протяженность хр. Ям-Алинь 150 км, преобладающие высоты 1600—1800 м над ур. м., максимальные — более 2000 м. Рельеф осевой части хребта очень неоднородный: от массивного до резко расчлененного, близкого к альпинотипному.

Особенности растительности и в меньшей степени флоры (их субальпийские черты) подгольцового пояса хр. Ям-Алинь были отмечены ранее (Крылов, Осипов, 1985). Проведенные с тех пор исследования позволяют более полно охарактеризовать флору и растительность как всего ландшафта, так и его отдельных мезокомплексов. Настоящая статья посвящена эколого-ценотическим особенностям флоры однотипных мезокомплексов авлая на фоне флоры всего ландшафта, включающего подгольцовый и гольцовый пояса.

На топографических картах хр. Ям-Алинь в истоках рек Селиткан и Коврижка как «урочище Авлая» [1] обозначены 2 участка долин. Они расположены в подгольцовом поясе и на высотах 1250—1350 м имеют несколько перевалов в бассейн р. Тугур в виде сквозных долин. Протяженность этих участков с юго-востока (от водораздела) на северо-запад более 5 км, ширина 250—500 м, разность высот основного перевала и дна долины на 5 км ниже по течению порядка 60 м. Авлаи не покрыты ни лесом, ни кедровым стлаником. Аспект создают травяная растительность и невысокие кустарники, а также заметные на этом фоне

[1] В литературе слово «авлая» я не нашел. Из близких слов, встречающихся в топонимике, назовем «авлан» (эвенк., эвен.) — редкий лес, безлесное место, равнина, тундра, пойменные луга; «авландя» (от «авлан» и «-ндя» — увеличительный суффикс) — огромная поляна или равнина, сплошные пойменные луга; «алас» (якут.) — луговины среди леса, небольшая открытая равнина, удобные угодья, которые используются, главным образом, как сенокосы и пастбища (Комаров, 1967; Мурзаев, 1984). В районе исследований эвенкийские и якутские названия обычны.



Рис. 1. Фрагмент авлаи и окружающего ландшафта массивных высокогорий.

Водоразделы покрыты тундрами (*1*). Северный склон в нижней части занят лиственничным редколесьем кедровостланиковым, в верхней части — кедровостланичником кустарничково-зеленомошным (*2*). Дно сквозной боковой долины занято, преимущественно, мохово-травяными болотами (*3*). Дренированный участок основной долины покрыт невысокими кустарниками (*Salix krylovii*, *Betula divaricata*, *Pentaphylloides fruticosa*), лугами, в прирусловой части выделяются сообщества *Salix udensis* (*4*). В нижней части южного склона расположен ельник, выше — кедровостланичник кустарничково-зеленомошный (*5*).

прирусловые ивняки и островки лиственничных редколесий. Резкая на большом протяжении граница между растительностью дна долины и ее бортов местами сменяется переходной полосой парковых травяных еловых и лиственничных редколесий. Растительный покров бортов этих участков долин в нижней части склонов образуют преимущественно ельники и кедровостланиковые лиственничные редколесья. В верхней части склонов тянется полоса зарослей кедрового стланика. Окружающие долину платообразные водоразделы заняты тундрами. Авлаи заметно выделяются из окружающего ландшафта и на его фоне воспринимаются как однотипные природные мезокомплексы (рис. 1).

На хребте встречаются и другие, сходные с описанными, участки долин, но меньших размеров, которые оленеводы также называют «авлая». Эти мезокомплексы приурочены к территориям с более плавным, массивным рельефом. Авлаи, имеющие особое значение для местного оленеводства, и ландшафт массивных высокогорий в целом издавна используются для летнего выпаса северных оленей. По крайней мере с 20-х годов нашего века численность стада, выпасаемого ежегодно в этом ландшафте, составляет 2 тыс. голов.

Материал и методика

В составе отряда Биолого-почвенного института ДВО АН СССР автор в 1982, 1984—1986 гг. проводил геоботанические и флористические исследования в подгольцовом и гольцовом поясах хр. Ям-Алинь. В качестве ключевых участков были выбраны 2 описанные выше наиболее крупные авлаи и прилегающие тер-

ритории. Размеры этих участков порядка 100 и 200 км², абсолютные высоты 900—1900 м. Расстояние между авлаями 20 км. Вместе с расположенными между ключевыми участками территориями площадь района 400—500 км².

В процессе полевых работ выполнено около 500 полных геоботанических описаний (половина из них — в авлаях), собрано 1.5 тыс. листов гербария сосудистых растений, гербарий мхов, лишайников.

Значительные особенности растительного покрова безлесных участков долин подгольцового пояса на фоне окружающей растительности и сходство этих участков долин между собой позволяют рассматривать их как однотипные мезокомплексы (мезокомплексы типа авлая), а их флору — как объединение парциальных флор (Юрцев, Камелин, 1987).

В анализ включен весь видовой состав сосудистых растений (297 видов), активные виды мхов (22) и лишайников (6 видов). (Следуя Б. Н. Норину (1979), к ценотически активным видам мы отнесли доминанты и содоминанты ярусов, далее будем называть их «активные виды»).

Анализ списка видов выполнен на основе эколого-ценотической характеристики каждого вида по всему ареалу или по его значительной части. Особенности географического распространения учтены как дополнение к эколого-ценотическим особенностям. Для характеристики видов использована таксономическая, геоботаническая и флористическая литература. Виды сходной эколого-ценотической приуроченности (т. е. предпочитающие сходные совокупности обобщенных категорий местообитаний, рассматриваемых как комплекс биотических и абиотических факторов) объединены в группы.[2] Учитывая подчиненное значение климатических факторов в азональных местообитаниях и флористическую общность гипоарктического пояса с бореальным (Юрцев, 1966), подгольцового с горно-бореально-лесным (Юрцев, 1968; Ухачева, Кожевников, 1984), замещающие друг друга в этих поясах азональные местообитания рассматриваются как единые категории, зональные и близкие к ним — как самостоятельные в каждом поясе. Для составления целостной схемы эколого-ценотических групп (флороценотических комплексов; Юрцев, Камелин, 1987), сопоставления категорий местообитаний, групп видов, выделенных другими авторами (Ильинская, 1963; Буторина, 1963; Юрцев, 1968; Ниценко, 1969; Кожевников, 1978; Баландин, 1978; Галанин, 1979; Крылов, 1984; Седельников, 1987, и др.), использована ординация.

Схема эколого-ценотических групп

Весь видовой состав сосудистых растений и активные виды мхов и лишайников распределены по 18 эколого-ценотическим группам.[3] 1. Боровая (боры и пустоши), 21 (*Antennaria dioica*, *Festuca ovina*). 2. Борово-таежная, 2 (*Huperzia selago*, *Vaccinium vitis-idaea*). 3. Таежная, 20 (*Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella*,

---

[2] При решении сходных задач используется и более аналитический подход: виды группируются по отношению к отдельным характеристикам условий обитания (Юрцев, Камелин, 1987). Но, во-первых, при большом эколого-географическом и -ценотическом разнообразии флоры многие экологически контрастные виды трудно сопоставлять по их отношению к отдельным факторам (см., например, Юрцев, 1968), надежнее сопоставить их комплексные эколого-ценотические характеристики. Во-вторых, без специальных исследований или наблюдений трудно перейти от констатации приуроченности вида к определенным эколого-физиономическим категориям местообитаний, т. е. от концепции обобщенной среды (Billings, 1974) — к его характеристике по отношению к отдельным экологическим и ценотическим факторам. Трудности объединения в группы, связанные с индивидуальностью видов, сопоставимы при обоих подходах.

[3] Группы видов названы по характерным для них местообитаниям. В названиях, образованных из двух категорий местообитаний, они равнозначны. За названием группы указано число видов сосудистых растений в ней, приведены примеры. Названия сосудистых растений даны по С. К. Черепанову (1981).

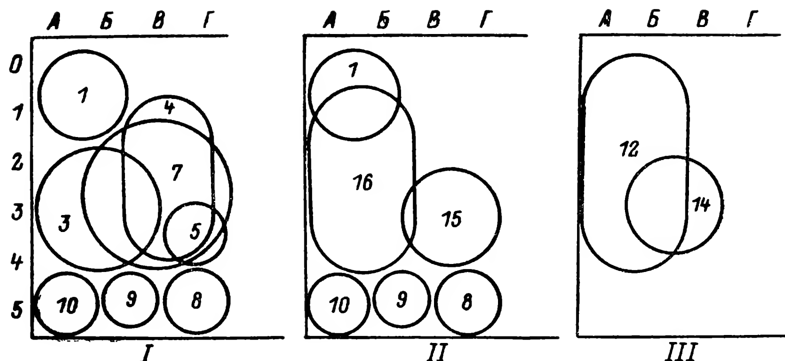


Рис. 2. Основные категории местообитаний, положенные в основу схемы эколого-ценотических групп.

1 — боры и травяные пустоши; *3* — тайга; *4* — светлые травяные леса; *5* — долинные леса, кустарниковые и крупнотравные заросли; *7* — луга; *8* — низинные болота; *9* — переходные болота; *10* — верховые болота; *12* — тундры; *14* — нивальные местообитания; *15* — субальпийские луга, леса, кустарниковые заросли; *16* — подгольцовые леса, заросли кедрового стланика, кустарников (нумерация приведена в соответствие с нумерацией эколого-ценотических групп). *А—Г* — трофотопы; 0—5 — гигротопы (Погребняк, 1955). Пояса: I — бореальный и горно-бореально-лесной, II — гипоарктический и подгольцовый. III — арктический и гольцовый.

Picea ajanensis). 4. Лесная (светлые травяные леса), 8 (*Larix gmelinii*, *Rosa acicularis*). 5. Долинная (долинные леса, кустарниковые и крупнотравные заросли), 23 (*Corydalis gigantea*, *Petasites tatewakianus*, *Populus suaveolens*, *Salix cardiophylla*). 6. Лесолуговая, 20 (*Carex falcata*, *C. pallida*, *Galium boreale*, *Poa sibirica*). 7. Луговая, 25 (*Festuca rubra*, *Geranium erianthum*, *Veratrum oxysepalum*). 8. Низинно-болотная, 22 (*Caltha sibirica*, *Carex rhynchophysa*, *Juncus filiformis*). 9. Переходно-болотная, 24 (*Arctagrostis latifolia*, *Carex globularis*, *Ledum palustre*, *Sphagnum fallax* (Klinggr.) Klinggr.). 10. Верхово-болотная, 11 (*Andromeda polifolia*, *Oxycoccus microcarpus*, *Sphagnum magellanicum* Brid.). 11. Болотно-тундровая, 4 (*Betula exilis*, *Ledum decumbens*). 12. Тундровая, 23 (*Arctous alpina*, *Cassiope ericoides*, *Cetraria cuculata* (Bellardi) Ach.). 13. Тундрово-луговая, 35 (*Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi*). 14. Нивальная, 5 (*Festuca chionobia*, *Poa paucispicula*, *Salix turczaninowii*). 15. Субальпийская (субальпийские луга, леса, кустарниковые заросли), 24 (*Angelica saxatilis*, *Betula lanata*, *Salix krylovii*, *Sorbus sambucifolia*), 16. Подгольцовая, 3 (*Betula divaricata*, *Pinus pumila*, *Rhododendron aureum*). 17. Скальная (скалы, каменисто-щебнистые россыпи), 12 (*Dryopteris fragrans*, *Sorbaria pallasii*, *Woodsia ilvensis*). 18. Аллювиальная, 15 (*Chamerion latifolium*). Последние 2 группы видов тяготеют к местообитаниям с открытыми растительными группировками.

Основные категории местообитаний, положенные в основу схемы эколого-ценотических групп, показаны в координатах влажности и трофности почв и поясно-зональной составляющей климата (рис. 2). Дополнительные эколого-ценотические и динамические оси нужны, чтобы показать аллювиальные и скальные местообитания и разделить значительно перекрывающиеся в этих координатах местообитания (например, лесных и луговых, тундровых и нивальных).

Многие из названных категорий местообитаний и эколого-ценотических групп довольно часто используются как основа эколого-ценотического анализа различных флор и флористических комплексов. Поэтому мы поясним содержание лишь некоторых групп. Лесная группа принята в объеме, близком к лесному подтипу бореально-лесного типа ценоэлемента, по А. Г. Крылову (1984). Долинная группа охватывает уремный тип ценоэлемента и уремные подтипы других типов, по Крылову (1984), значительно перекрывается с экоценотической группой приручейного крупнотравья, по Т. Н. Буториной (1963). Тундрово-луговая группа объединяет высокогорные, аркто- и гипоаркто-высокогорные

виды, приуроченные к тундрам, лугам, луговинам, перекрывается с группой эвритопных видов альпийского пояса, по А. В. Галанину (1979). Нивальная группа, в которую вошли высокогорные и аркто-высокогорные виды, приуроченные к местообитаниям с укороченным вегетационным периодом за счет позднего стаивания снега, значительно у́же нивального комплекса, по В. Ю. Разживину (1984). Субальпийская и подгольцовая группы близки соответственно к луговому и ерниковому эколого-ценотическим комплексам субальпийского пояса, по Галанину (1979).

Эколого-ценотические спектры

В двух описанных выше мезокомплексах авлая отмечено 57 % видового состава сосудистых растений всего ландшафта. 65 % активных видов ландшафта в авлаях также встречаются как доминанты и содоминанты ярусов. Эколого-ценотический оптимум в авлаях на фоне ландшафта в целом находят 27 % сосудистых растений и 37 % активных видов сосудистых, мхов, лишайников.

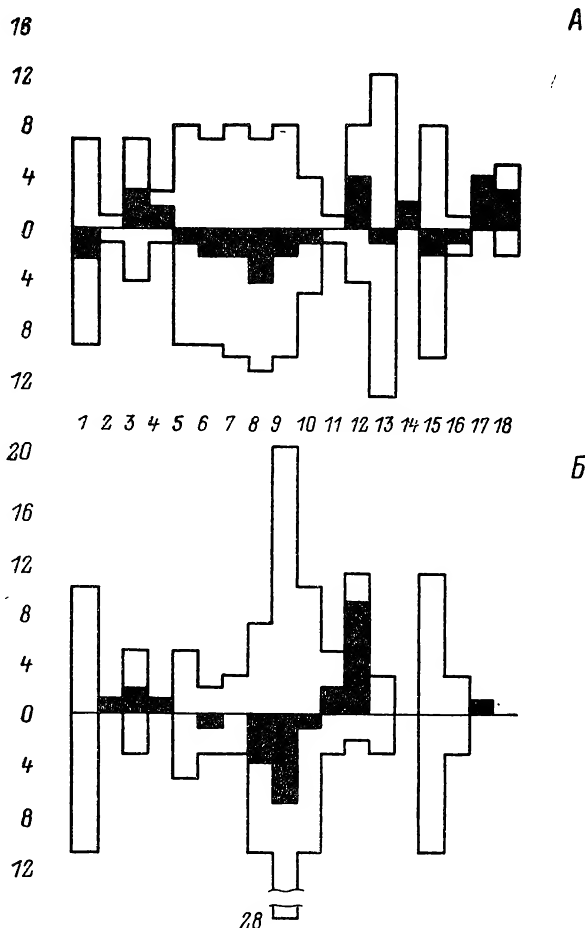


Рис. 3. Распределение по эколого-ценотическим группам видов всего ландшафта (вверх от абсциссы, в % от совокупности видов ландшафта) и видов мезокомплекса авлая (вниз от абсциссы, в % от совокупности видов авлаи).

А — видов сосудистых растений, *Б* — активных видов сосудистых, мхов, лишайников. Затушевана разность между этими значениями. По оси абсцисс — номера групп.

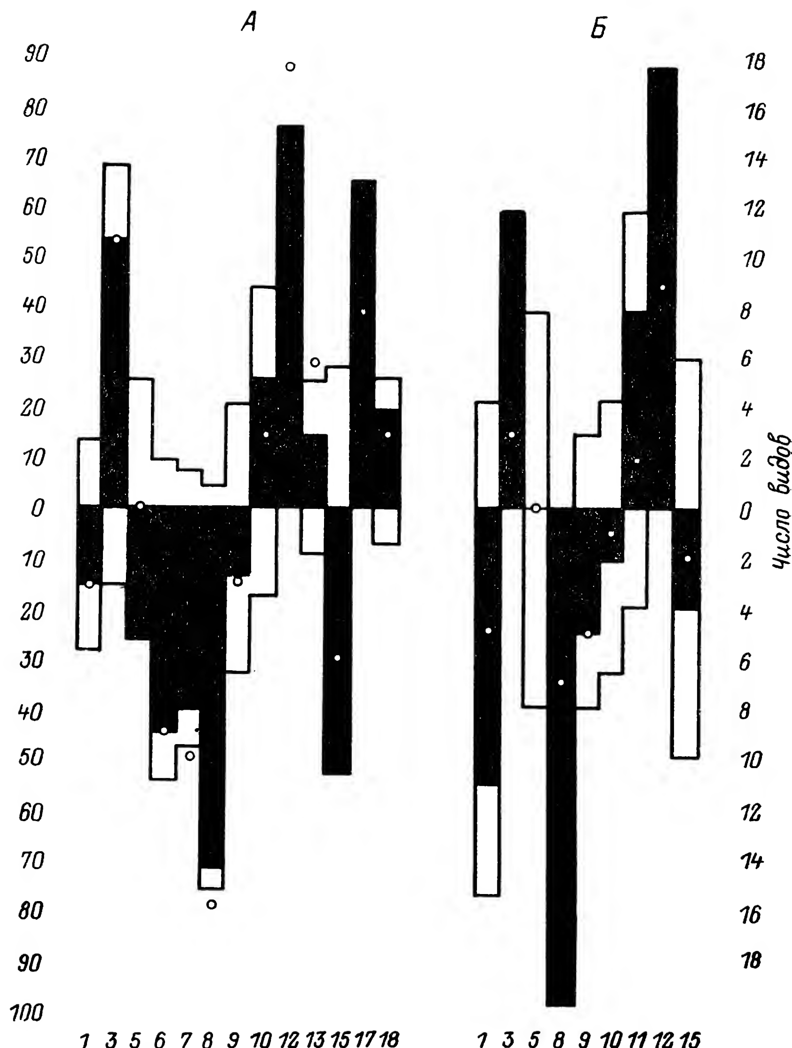


Рис. 4. Распределение по эколого-ценотическим группам видов, для которых наиболее благоприятные условия складываются в мезокомплексе авлая (вниз от абсциссы), в других мезокомплексах ландшафта (вверх от абсциссы) в % от данной категории видов в каждой группе.

А — видов сосудистых растений, *Б* — активных видов сосудистых, мхов, лишайников. Затушевана разность между этими относительными значениями, кружками показана разность между абсолютными значениями. По оси абсцисс — номера групп; опущены группы объемом 3 % и менее от числа видов соответствующей категории во всем ландшафте.

На основе составленной схемы групп видов рассмотрим особенности эколого-ценотических спектров этих мезокомплексов на фоне всего ландшафта.

В авлаях довольно полно представлены виды низинно-болотной, верхово-болотной, лесолуговой, боровой, переходно-болотной, субальпийской, долинной, луговой тундрово-луговой групп (82—63 % от группы во всем ландшафте).[4] Представленность других групп 30 % и менее.

---

[4] Опущены группы объемом 3 % и менее от видового состава флоры. При этом пороговом значении ранжированные по абсолютным и относительным величинам ряды эколого-ценотических групп существенно сблизились, что удобно для выявления их инвариантных особенностей.

Спектр флоры сосудистых растений мезокомплекса авлая в значительной степени сходен со спектром флоры ландшафта, но в авлае совсем отсутствуют виды скальной группы. В авлае несколько больше относительное число низинно-болотных видов, меньше тундровых (рис. 3, *А*). По абсолютному и относительному числу видов, для которых наиболее благоприятные условия складываются в мезокомплексе авлая, выделяются низинно-болотная, лесолуговая и луговая группы, в других мезокомплексах ландшафта — тундровая, скальная и таежная (рис. 4, *А*).

В спектре активных видов сосудистых растений, мхов и лишайников в авлае существенно больше, чем в ландшафте в целом, относительное число переходно- и низинно-болотных видов, меньше — тундровых (рис. 3, *Б*). По абсолютному и относительному числу активных видов, для которых наиболее благоприятные условия складываются в мезокомплексе авлая, выделяются низинно-болотная и боровая группы, в других мезокомплексах ландшафта — тундровая и таежная (рис. 4, *Б*).

Несколько групп отличаются значительным числом видов (9 и больше), одинаково характерных как для авлаи, так и для некоторых других мезокомплексов ландшафта. Это (по мере убывания числа таких видов в процентах от объема группы в целом) аллювиальная, тундрово-луговая, боровая, луговая, долинная, переходно-болотная группы. В последней группе 9 таких видов являются активными. Причем долинная и переходно-болотная выделяются тем, что в них значительное и приблизительно равное число видов, предпочитающих мезокомплекс авлая, и видов, предпочитающих другие мезокомплексы (см. рис. 4).

Сравним и некоторые другие характеристики. Доля видов олиготрофных местообитаний (боровая, борово-таежная, верхово-болотная, тундровая, подгольцовая, скальная, в основном таежная группы) составляют 0.3—0.4 флоры ландшафта и 0.2—0.3 флоры авлаи. Активные виды этих же местообитаний составляют почти 0.4—0.5 активных видов ландшафта и 0.3—0.4 активных видов авлаи. Виды мега- и мезотрофных местообитаний (лесная, долинная, низинно-болотная, субальпийская, в основном лесолуговая и луговая группы) составляют 0.4 флоры ландшафта и 0.5 флоры авлаи. Активные виды составляют 0.3 активных видов ландшафта и 0.3—0.4 активных видов авлаи. Группы болотного ряда (низинно-, переходно- и верхово-болотная) составляют 0.2 флоры ландшафта и 0.2—0.3 флоры авлаи. Активные виды болотного ряда составляют соответственно 0.4 и 0.5.

Состав местообитаний мезокомплекса авлая и сходные мезокомплексы в других горных системах

Эколого-ценотические особенности активных видов авлаи дают возможность назвать основной состав местообитаний этого мезокомплекса, согласовав его с ландшафтными наблюдениями и геоботаническими материалами. Для авлаи характерны низинно-болотные местообитания, слабо представленные в других мезокомплексах ландшафта (травяные болота и заболоченные луга с доминированием *Carex saxatilis*, *Iris laevigata*, *Juncus filiformis*), и практическое отсутствие тундровых и скально-каменистых местообитаний. Для авлаи и других мезокомплексов свойственны переходно-болотные (мохово-осоковые болота с доминированием *Carex lugens*, *C. paupercula*, *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwaegr., *Sphagnum warnstorfii* Russ., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske), травяно-пустошные (пустошные луга и травяные пустоши с доминированием *Festuca altaica*, *F. ovina*), аллювиальные, субальпийские (луга и травяно-кустарниковые сообщества с доминированием *Carex podocarpa*, *Salix krylovii*, *Trollius uncinatus*, *Viola epipsiloides*) местообитания.

Л. Н. Тюлина (1976) дает краткое описание растительности отрезка долины р. Шумилихи выше границы леса (Центральная Сибирь, хр. Баргузинский).

Перечисленные ею категории растительности показывают значительное сходство состава местообитаний долины и авлаи. А в описаниях луговых, лугово-пустошных, болотных, кустарниковых сообществ встречаются некоторые общие виды, в том числе активные (*Salix krylovii*, *Betula divaricata*, *Carex appendiculata*) и замещающие виды сходных экобиоморф из родов *Aconitum*, *Geranium*, *Veratrum* и др. Есть на хребте и другие долины, имеющие сходные черты (Сипливинский, 1967).

М. И. Яровой (1939) называет в северо-восточной Якутии для высокогорий Верхоянского хребта основные категории долинной растительности и приводит обобщенную схему ее распределения по профилю. Сходным оказывается состав и соотношение местообитаний, немногочисленные названные доминанты сообществ. Отмечается, что эта долинная растительность используется как летние оленьи пастбища. В. А. Шелудякова (1938) также упоминает на хр. Момский во фрагментарном описании высокогорного участка долины сходный с авлаей набор местообитаний.

Орнитолог А. А. Назаренко, совместно с которым мы работали на хр. Ям-Алинь, позже обнаружил сходный с авлаей мезокомплекс (по составу и соотношению основных категорий растительности, по некоторым видам-доминантам) в более южном районе Дальнего Востока — на хр. Сихотэ-Алинь (в верховьях р. Бикин, близ горы Водораздельная).

Заключение

Однотипные мезокомплексы авлая являются характерным элементом подгольцового пояса хр. Ям-Алинь в условиях массивного рельефа.

Эколого-ценотические спектры флоры авлаи и флоры всего ландшафта, включающего подгольцовый и гольцовый пояса, в значительной степени сходны. По числу видов, для которых наиболее благоприятные условия складываются в авлае, выделяются низинно-болотная, лесолуговая и луговая группы. Аллювиальная, тундрово-луговая, боровая, луговая, долинная, переходно-болотная группы содержат много видов, одинаково характерных как для авлаи, так и для других мезокомплексов ландшафта («нейтральных» по отношению к авлае). Виды тундровой, скальной и таежной групп, нехарактерные для авлаи, находят благоприятные условия в других мезокомплексах ландшафта.

По числу активных видов сосудистых растений, мхов и лишайников, для которых наиболее благоприятные условия в ландшафте складываются в авлае, выделяются низинно-болотная и боровая группы. Боровая, переходно-, верхово-болотная, субальпийская группы содержат много активных видов, одинаково характерных как для авлаи, так и для других мезокомплексов. Активность видов тундровой и таежной групп не характерна для авлаи, а проявляется в других мезокомплексах ландшафта.

Мезокомплексы, сходные с мезокомплексами типа авлая, встречаются и в других горных системах Сибири и Дальнего Востока.

Выражаю искреннюю благодарность А. Г. Микулину за определение лишайников, В. Я. Черданцевой за определение мхов, А. Е. Кожевникову, В. Ю. Баркалову, Н. С. Пробатовой, В. В. Якубову за постоянную помощь в определении разных групп сосудистых растений, А. Г. Крылову за обсуждение многих вопросов и просмотр рукописи, Е. А. Беляеву и В. Г. Осипову за просмотр рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

Баландин С. А. Сухие щебнистые горные тундры Центральной Чукотки (эколого-фитоценологическая характеристика, анализ флороценотического комплекса) // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 4. С. 603—612. — *Буторина Т. Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 30—51. — *Галанин А. В.* Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1401—1413. — *Ильинская С. А.*

Изучение синузиальной структуры лесных сообществ // Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5—29. — *Кожевников Ю. П.* Некоторые закономерности распределения растений в Чукотских ландшафтах // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 3. С. 327—343. — *Комаров Ф. К.* Словарь русской транскрипции эвенкийских и эвенских терминов и слов, встречающихся в географических названиях Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во ЦНИИ геодезии, аэросъемки и картографии, 1967. 100 с. — *Крылов А. Г.* Жизненные формы лесных фитоценозов. Л.: Наука, 1984. 181 с. — *Крылов А. Г., Осипов С. В.* Растительность субальпийско-подгольцового пояса хребта Ям-Алинь // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 80—81. — *Мурзаев Э. М.* Словарь народных географических терминов. М.: Мысль, 1984. 653 с. — *Ниценко А. А.* Об изучении экологической структуры растительного покрова // Бот. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 1002—1014. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточноевропейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Погребняк П. Г.* Основы лесной типологии. Киев: Изд-во АН УССР, 1955. 456 с. — *Разживин В. Ю.* Анализ нивального флороценотического комплекса Чукотской тундры // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 8. С. 1001—1010. — *Седельников В. П.* Ценотическая структура высокогорной флоры Алтае-Саянской горной области // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 129—134. — *Сипливинский В. Н.* Очерк высокогорной растительности Баргузинского хребта // Тр. Баргузинского гос. заповедника. 1967. Вып. 5. С. 65—130. — *Тюлина Л. Н.* Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск: Наука, 1976. 320 с.— *Ухачева В. Н., Кожевников Ю. П.* Выявление флористических поясов в горных районах (на примере юго-западной части плато Путорана) // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 6. С. 753—761. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шелудякова В. А.* Растительность бассейна р. Индигирки // Сов. ботаника. 1938. № 4—5. С. 43—79. — *Юрцев Б. А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. М., Л.: Наука, 1966. 95 с. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 236 с. — *Юрцев Б. А., Камелин Р. В.* Очерк системы основных понятий флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 242—266. — *Яровой М. И.* Растительность бассейна р. Яны и Верхоянского хребта // Сов. ботаника. 1939. № 1. С. 21—40. — *Billings W. D.* Environment: concept and reality // Handb. vegetation science. Pt 6. Vegetation and environment. 1974. P. 7—35.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 13 IV 1988.

УДК 581.526.3+581.9 (204) Бот. журн., т. 74, № 3

А. И. Кузьмичев, А. Н. Краснова

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ОЗЕР СЕВЕРО-ДВИНСКОЙ ВОДНОЙ СИСТЕМЫ

A. I. KUZMICHEV, A. N. KRASNOVA. FLORA AND VEGETATION OF LAKES OF THE NORTH DVINA WATER SYSTEM

Изложены результаты исследований флоры и высшей водной растительности озер Северо-Двинской водной системы, расположенных на юго-западе Вологодской обл. Проанализирован таксономический состав флоры, указаны ее экологические и хорологические особенности. Приведена характеристика формаций прибрежно-водной растительности, плавающей и погруженной. Описаны сплавинообразование, типы зарастания. Предложены виды и растительные сообщества, подлежащие охране.

Северо-Двинская водная система, соединяющая бассейны Северной Двины и Волги, существует более 150 лет. Гидрографически она представляет цепь озер, связанных реками и каналами. В последнее десятилетие на этих водоемах проводятся гидробиологические исследования, в их числе и гидроботанические. По результатам последних И. М. Распоповым (1977, 1985) опубликованы работы, касающиеся растительности только одного озера — Кубенского. В данной статье излагаются результаты исследований флоры и высшей водной растительности всех озер системы.

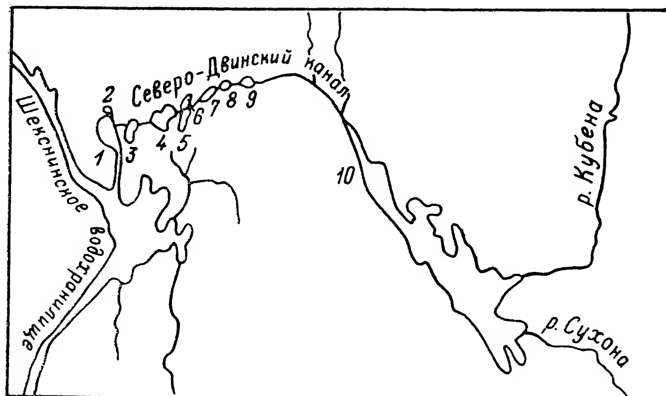


Схема озер Северо-Двинской водной системы.

1 — Сиверское, 2 — Долгое, 3 — Покровское, 4 — Зауломское, 5 — Вазеринское, 6 — Пигасово, 7 — Кишемское, 8 — Татаровское, 9 — Благовещенское, 10 — Кубенское.

Северо-Двинская система, протяженностью 127 км, начинается у д. Топорня на р. Шексне (ныне Шекснинское водохранилище), заканчивается в истоках р. Сухоны у д. Шера и расположена на юго-западе Вологодской обл. (см. рисунок). Водоемы Сиверское, Долгое, Покровское, Зауломское, Пигасово, Вазеринское находятся на шекснинском водоразделе; остальные — на сухонском. Оба водораздела прорезаются Вазеринским каналом, ведущим в Кишемское озеро. Окружающая территория геоморфологически представляет собой волнисто-холмистую равнину с обширными по площади депрессиями, занятыми болотами и озерными котловинами четвертичного или дочетвертичного возрастов. Гидрологический режим озер характеризуется сильными колебаниями уровня, особенно на сухонском водоразделе. Годовая амплитуда колебаний на Кубенском озере достигает 260 см. С созданием системы и регулированием водного режима озера по существу превратились в водоемы водохранилищного типа.

Большая часть прибрежий озер заболочена. Приозерные болота в большинстве мезотрофные березово-сосновые и сосновые с покровом из сфагновых мхов. Обширный район, прилегающий к Кубенскому озеру, занят длительно поемными заболоченными и торфянистыми лугами, характеристика которых дана Н. В. Ильинским (1916, 1922) и А. П. Шенниковым (1925). Из экологических условий, благоприятствующих развитию высшей водной растительности, следует отметить значительные площади мелководий в прибрежной зоне всех озер и местами сильную изрезанность берегов, что обусловливает разнообразие экотопов. С запада на восток озера располагаются в следующей последовательности: Сиверское (957 га), Долгое (30), Покровское (200), Зауломское (605), Вазеринское (55), Пигасово (53), Кишемское (162), Татаровское (50), Благовещенское (120), Кубенское (43 100). В настоящее время озера эвтрофные, что является результатом длительного антропогенного воздействия. До создания системы это были в разной степени мезотрофные с чертами олиготрофии водоемы. Наибольшие площади высшая водная растительность занимает в озерах Зауломском (40 %), Долгом и Вазеринском (до 50 %). На озерах Сиверском, Покровском и Кишемском она составляет 10—15 %, Татаровском и Благовещенском — не более 5 % их площади, Кубенском — до 30 %. В распределении растительности по акватории водоемов наблюдается известная закономерность, подчиняющаяся так называемому «закону Клинге» (Klinge, 1890), по которому вследствие преобладания ветров соответствующих румбов наиболее заросшими оказываются северо-западные участки.

На озерах системы отмечено 165 видов растений. Мхи, папоротники и хвощи представлены 9 видами, относящимися к 4 семействам. Покрытосеменных отмечено 156 видов, относящихся к 44 семействам и 89 родам. Однодольных —59 видов, двудольных — 97. Соотношение эих групп соответственно — 3 : 5. Отметим, что значительное участие однодольных является характерной чертой гидрофильных флор умеренных широт, что четко проявляется и на озерах системы. Наибольшие по числу семейства — *Cyperaceae* (14), *Poaceae* (13), *Ranunculaceae* (11), *Asteraceae* (10), *Polygonaceae* (10), *Potamogetonaceae* (9). Количество видов указанных ведущих семейств достигает 67, что несколько менее половины всех цветковых, встреченных на водоемах системы. Остальные семейства представлены одним или несколькими видами: *Sparganiaceae* (2), *Butomaceae* (1), *Hydrocharitaceae* (3), *Araceae* (1), *Lemnaceae* (3), *Ceratophyllaceae* (1), *Callitrichaceae* (2), *Elatinaceae* (1), *Lentibulariaceae* (1) и др. Систематический состав флоры озер Северо-Двинской системы отражает основные черты флоры водоемов северной половины европейской части СССР.

Своеобразие флоры озер подчеркивают *Nuphar pumila* (Timm) DC., *Nymphaea tetragona* Georgi, *Zannichellia palustris* L., *Senecio tataricus* Less., *Potamogeton filiformis* Pers.

Эколого-ценотически флора озер представлена следующим образом. Группа гидрофитов, плавающих и с погруженными листьями, насчитывает 38 видов, из которых ценозообразователей — 11. Группа воздушно-водных растений включает 25 видов. Ценозообразователей в ней 10 видов. Наиболее многочисленна группа с преобладанием гигрофитов — 102 вида, связанных с избыточно увлажненными экотопами.

Географический анализ флоры озер проведен на хорологической основе. С целью сравнения полученных результатов с опубликованными данными по другим районам водная флора была принята в несколько суженном объеме. Проанализировано 100 видов, участвующих в сложении прибрежно-водной и водной растительности. Были учтены также гипергигрофильные виды, в большинстве сплавинные.

Спектр хорологических групп в общих чертах отражает ботанико-географические закономерности района исследований с учетом длительного антропогенного воздействия. Преобладают виды зонального распространения — бореальные, борео-температные, борео-субмеридиональные и температно-субмеридиональные, которые вместе насчитывают 65. Мультизональных видов, иногда принимаемых в качестве интразональных, — 25. Адвентивное включение представляет северо-американская *Elodea canadensis* Michx. Регионально-зональные особенности подчеркивают виды европейского распространения (9), а также непосредственно связанные с бореальной зоной (12). Видов, распространенных кроме бореальной в других зонах, — 34. В целом флора озер носит бореальный характер. Из особенностей флоры водоемов севера европейской части СССР, которые четко выражены на озерах системы, отметим преобладание циркумбореальных видов — 42. Географическое положение озер в центральных районах северной половины европейской части СССР обусловливает большее участие континентальных видов (47) по сравнению с океаническими (32) и индифферентными (21). Иное соотношение установлено для гидрофильной флоры Литвы и Украины (Страздайте, Стяпанавичене, 1978; Дубына, Шеляг-Сосонко, 1984), где значителен вес океанических видов. Континентальность флоры исследованных озер проявляется в преобладании видов с более широкой экологической амплитудой — так называемых эвриконтинентальных, т. е. заходящих в области с разной степенью океаничности.

В сложении растительного покрова озер отмечена 21 формация, из которых 14 — воздушно-водной растительности, 7 — плавающей и погруженной. Преобладают монодоминантные флористически довольно бедные ценозы.

Прибрежно-водная растительность

Формация жерушника земноводного Rorippeta amphibiae имеет травостой с общим проективным покрытием до 100 %. Участие доминанта составляет от 40—60 до 90 %. Жерушник земноводный *Rorippa amphibia* (L.) Bess. образует подъярус высотой 60—70 см. В травостое отмечены *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Scirpus lacustris* L., *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. и др. Всего отмечено 20 видов. В мае—июне в период массового цветения *Rorippa amphibia* образует красочный аспект. Наибольшие площади формация занимает на озерах сухонского водораздела, наиболее подверженных резким сезонным колебаниям уровня. Сообщества приурочены к глубинам 30—40 см и илистым и илисто-торфянистым грунтам в притоках рек, вблизи каналов, а также в северо-западных заболачивающихся участках озер.

Формация осоки острой Cariceta acutae образует слабо дифференцированный на подъярусы травостой с общим проективным покрытием от 70 до 90 %. Участие доминанта в зависимости от обилия других видов колеблется от 40—50 до 80—90 %. Характерными компонентами травостоя выступают *Agrostis stolonifera* L., *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Carex nigra* (L.) Reichard, *C. vesicaria* L., *C. pseudocyperus* L., *C. aquatilis* Wahlenb., *Caltha palustris* L., *Lythrum salicaria* L., *Myosotis palustris* (L.) L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb., *Ranunculus lingua* L., *Senecio tataricus* Less. и др. Всего отмечено 26 видов. Формация характерна для заболачивающихся прибрежий всех озер. Наибольшие площади она занимает на низинных длительно заливаемых побережьях Кубенского озера, называемых по-местному «пожнами». По данным Распопова (1977), их площади ныне достигают 4600 га. Однако ранее они были более распространенными. Последующее сокращение площадей произошло вследствие закустаривания, что связано с ослаблением режима сенокошения. Экологически формация в основном приурочена к илисто-торфянистым грунтам.

Формация осоки пузырчатой Cariceta vesicariae формирует травостой высотой 70—90 см, слабо дифференцированный на подъярусы. Общее проективное покрытие составляет 70—85, доминанта *Carex vesicaria* — 30—60 %. По сравнению с предыдущей формацией значительно усилена роль гипергигрофильных видов — *Equisetum fluviatile* L., *Comarum palustre* L., *Carex rostrata* Stokes, *C. pseudocyperus*, *Menyanthes trifoliata* L. Всего отмечено 12 видов. Сообщества этой формации часто встречаются на сильно увлажненных эвтрофных приозерных болотах, в микропонижениях среди остроосочников, однако занимаемые ими площади невелики. Грунты преимущественно торфянистые.

Формация ситняга болотного Eleochareta palustris образует травостой с невысоким проективным покрытием — до 40—50 %. Первый подъярус с высотой до 90 см (редко выше) и покрытием 10—25 % образован *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*, *Butomus umbellatus* L., *Carex acuta* L. и др. Основу второго подъяруса высотой 40—50 см образует доминант *Eleocharis palustris* с покрытием 20—30 %. Ценозы имеют вид пятен или прерывистых полос. Общее количество видов достигает 20. Ситняг болотный формирует временные сообщества, сменяемые в ходе сукцессий группировками прибрежно-водной и болотной растительности. Формация характерна для всех озер системы, однако нигде больших площадей не занимает и носит характер вкраплений. Она отмечена в полосе литорали с глубинами 30—50 см. Грунты преимущественно песчаные и илисто-песчаные, реже — илисто-торфянистые.

Формация полевицы побегообразующей Agrosteta stoloniferae имеет травостой высотой 85—100 см, слабо дифференцированный на подъярусы. Общее проективное покрытие достигает 70—80 (90), участие доминанта *Agrostis stolo-*

nifera — 40—50 %. Из сопутствующих видов отмечены *Carex acuta*, *C. nigra*, *Galium palustre* L., *Lythrum salicaria* и другие, проективное покрытие которых обычно не превышает 30—40 %. Всего в составе формации отмечено 15 видов. Полевица побегообразующая формирует довольно устойчивые ценозы, встречающиеся на всех озерах, обычно в комплексе с остроосочниками. Больших площадей она не занимает. Грунты чаще торфянистые и илисто-торфянистые.

Травостой формации тростника обыкновенного Phragmiteta australis достигает высоты 250—260 см, а на затишных участках до 3 м и более. Общее проективное покрытие колеблется в довольно широких пределах — от 30—35 до 85—95 %. Участие тростника *Phragmites australis* в смешанных ценозах достигает 20—45, в монодоминантных — 75—85 %. Основу первого подъяруса образует доминант с примесью *Glyceria maxima*, *Scolochloa festucacea*, *Typha angustifolia* L. Второй подъярус, высотой до 1 м, иногда несколько более, образован *Equisetum fluviatile*, *Agrostis stolonifera*, *Carex acuta* и др. Ярус плавающих растений образован *Polygonum amphibium* L., *Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor* L., *Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid. В ярусе подводных растений чаще встречается *Potamogeton perfoliatus* L. В составе формации отмечено 49 видов. Тростник на озерах системы чаще образует куртинный и куртинно-поясовый типы зарослей, реже — массивный. Формация характерна для всех водоемов не только в прибрежьях, но и на открытых участках мелководий, иногда рядом с судовым ходом. По-видимому, на некоторых участках озер и каналов тростник ранее высаживался искусственно в инженерно-защитных целях. Отметим, что подобные работы практиковались на внутренних водных путях в начале нынешнего столетия. Тростник на водоемах системы в большинстве образует довольно устойчивые ценозы. Динамичностью они отличаются на сплавинах и нарушенных экотопах. Формация приурочена к глубинам от 70—80 до 150 см. Грунты различные по механическому составу и трофности — от сравнительно бедных песчаных и каменисто-песчаных до илисто-песчаных и илистых; на сплавине — торфянистые.

Формация камыша озерного Scirpeta lacustris имеет травостой с высотой 250—280 см и общим проективным покрытием от 30 до 85 %. Участие доминанта *Scirpus lacustris* колеблется от 30 до 75 %. Из других видов часто встречаются *Phragmites australis*, *Potamogeton perfoliatus*, реже — *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Elodea canadensis* Michaux. Всего в формации отмечено 14 видов. Камыш озерный чаще образует куртинный и куртинно-поясовый типы зарослей, редко массивный. Формация свойственна всем озерам системы и приурочена к глубинам 70—130 см. Грунты под ценозами — плотные илы и заиленные пески.

Формация рогоза узколистного Typheta angustifoliae в типичных группировках развивает травостой с высотой 2.5—2.6 м и общим проективным покрытием до 75—95 %. Первый подъярус сложен доминантом с покрытием до 85 %, второй (высотой до 140—150 см) образован *Equisetum fluviatile*, *Sium latifolium* L., *Sparganium erectum* L., *Glyceria maxima*, на нарушенных экотопах — *Typha latifolia* L. Из погруженных и плавающих видов по периферии зарослей встречаются *Elodea canadensis*, *Potamogeton perfoliatus*, *Lemna trisulca*. Всего в сложении формации принимают участие 35 видов. *Typha angustifolia* чаще образует поясовый тип зарослей, формация характерна для озер шекснинского водораздела, на сухонском водоразделе — только для Кишемского озера. Ценозы приурочены к глубинам 80—100 см. Грунты представлены илами, заиленными торфами и песками. Рогоз узколистный по мере заторфовывания и заполнения водоемов осадками постепенно сменяется ценозами *Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima* и другими воздушно-водными растениями и постепенно смещается к центру водоема. Более активно рогоз узколистный разрастается на сплавинах. На озерах системы довольно часто встречается

и рогоз широколистный, свойственный нарушенным экотопам, однако ценозообразователем он не выступает.

Формация хвоща приречного Equiseteta fluviatile имеет травостой с высотой 250—260 см и общим проективным покрытием от 30 до 65 %. Основу первого подъяруса высотой 200—250 см образуют *Glyceria maxima*, *Scolochloa festucacea*, *Typha angustifolia* и другие виды высокотравья. Основной подъярус высотой 100—120 см образован доминантом *Equisetum fluviatile* с покрытием 25—50 %. Небольшую примесь дают *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia* L. Ярус плавающих растений с покрытием 7—10 % образован *Polygonum amphibium*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*. Всего в сложении формации участвуют 19 видов. Хвощ приречный образует куртинный и поясово-прерывистый тип зарослей в устьях рек, вблизи каналов, а также на участках прибрежий, характеризующихся аккумуляцией твердого стока. Типичные глубины составляют 40—60 см. Грунты — илы, заиленные пески, иногда размытый торф.

Травостой формации стрелолиста обыкновенного Sagittarieta sagittifoliae достигает высоты 90—100 см. Общее проективное покрытие составляет 45—60, доминанта — 40—50 %. В ярусе надводных растений встречаются также *Butomus umbellatus*, *Alisma plantago-aquatica* L., *Sium latifolium* и др. Из плавающих растений обычны *Potamogeton gramineus* L., *Polygonum amphibium*, из погруженных — *Potamogeton perfoliatus*. В сложении формации принимает участие 15 видов. Стрелолист *Sagittaria sagittifolia* обычно формирует пятнисто-мозаичный тип зарослей. Ценозы приурочены к мелководьям озер с глубинами до 40—50 см с илистыми и илисто-песчаными грунтами. На глубоких местах развивается форма с полностью или частично погруженными листьями.

Формация тростянки овсяницевой Scolochloeta festucacea в типичных группировках с водно-болотным разнотравьем имеет травостой с общим проективным покрытием от 45 до 80—90 и участием доминанта 25—55 %. Первый подъярус высотой 160—180 см сложен тростянкой, к которой примешиваются *Glyceria maxima*, *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*. Второй подъярус высотой до 100—120 см сложен *Carex acuta*, *C. vesicaria*, *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluviatile*, *Eleocharis palustris*, *Ranunculus lingua*. Из плавающих и погруженных растений встречаются *Nuphar lutea* (L). Smith., *Lemna trisulca*, *Potamogeton perfoliatus*. В сложении ценозов зарегистрировано 20 видов. Тростянка овсяницевая *Scolochloa festucacea* формирует заросли поясового, реже — куртинного типа в полосе контакта воздушно-водной и болотной растительности преимущественно на озерах шекснинского водораздела — Сиверском, Покровском, Зауломском. Грунты — илистые, реже — илисто-песчаные.

В травостое формации манника большого Glycerieta maximae общее проективное покрытие составляет 60—80, доминирующего вида — 50—70 %. Первый подъярус высотой 150—170 см в основном сложен манником с небольшой примесью тростника. Второй подъярус высотой 100—110 см образуют *Carex pseudocyperus*, *Cicuta virosa* L., *Ranunculus lingua*, *Sium latifolium*, *Sagittaria sagittifolia*. Из плавающих и погруженных растений часто встречаются *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna minor*, *Potamogeton perfoliatus*. В сложении формации принимают участие 20 видов. Манник большой *Gliceria maxima* образует поясовый и пятнисто-поясовый типы зарослей на литорали водоемов, на приозерных эвтрофных болотах, на сплавине, на нарушенных экотопах. Максимального развития достигает на глубинах 30—50 см на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Формация сусака зонтичного Butometa umbellati в типичных монодоминантных группировках имеет травостой с высотой 100—120 см и покрытием доминанта 40—50 %. Сусак зонтичный *Butomus umbellatus* обычно формирует куртинный тип зарослей. Ценозы приурочены к дельтам и притокам рек, при-

озерным участкам каналов, где происходят процессы седиментации. Они характерны также для пониженных элементов заливных приозерных лугов, особенно прикубенских. Ценозы приурочены преимущественно к глубинам 40—50 см с илистыми и илисто-песчаными грунтами.

Формации ежеголовника прямого Sparganieta erecti и ежеголовника всплывшего Sparganieta emersi распространены незначительно.

Плавающая и погруженная растительность

Травостой формации горца земноводного Polygoneta amphibiae достигает проективного покрытия 60—80 %. Участие доминанта составляет 25—75 %. В примеси отмечен *Potamogeton gramineus*. В ярусе погруженных растений часто встречаются *Potamogeton lucens* L., *P. perfoliatus*, *Lemna trisulca*, *Ranunculus reptans* L. Ярус воздушно-водных растений не развит или выражен слабо. В составе формации отмечено 17 видов. Горец земноводный *Polygonum amphibium* формирует куртинный и куртинно-поясовый типы зарослей. Формация распространена на всех водоемах в затишных участках литорали, в устьях и истоках рек. Глубины колеблются от 0.5—0.6 до 2 м. Преобладающие грунты — чистые или заиленные пески. Горец земноводный на озерах системы образует довольно устойчивые фитоценозы.

В ценозах формации кувшинки чистобелой Nymphaeta candidae общее проективное покрытие травостоя достигает 100, участие доминанта — до 40 %. В ярусе плавающих растений также отмечены *Nymphaea tetragona*, *Nuphar lutea*, *Hydrocharis morsus-ranae*; погруженных — *Lemna trisulca*, *Myriophyllum spicatum*. В сложении формации отмечено 15 видов. Кувшинка чистобелая *Nymphaea candida* J. et C. Presl образует куртинный тип зарослей. Ценозы приурочены к северо-западным участкам озер, дельтам рек. Больших площадей они не занимают. Преобладающие глубины составляют 120—140 см. Грунты — илы и переотложенные заиленные торфы.

Формация кубышки желтой Nuphareta luteae в типичных ценозах с водно-травьем имеет покрытие до 90 %. Участие доминанта колеблется от 40 до 80 %. В ярусе плавающих и подводных растений отмечены *Nymphaea candida*, *Nuphar pumila*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*, *Stratiotes aloides* L. и другие, всего 23 вида. Кубышка желтая *Nuphar lutea* образует куртинный и куртинно-пятнистый тип зарослей, часто выступая в комплексе с ценозами кувшинки чистобелой. Сообщества приурочены к глубинам 120—200 см. Преобладающие грунты — илы, реже — заиленные пески.

В ценозах формации рдеста злакового Potamogetoneta graminei общее проективное покрытие непостоянно и колеблется от 25 до 90—100, доминанта— 40—60 %. В травостое также отмечены *Polygonum amphibium*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Lemna trisulca*, *Eleocharis palustris* и другие, всего 15 видов. Рдест злаковый *Potamogeton gramineus* формирует пятнисто-мозаичный тип зарослей. Ценозы приурочены к участкам озер с замедленным течением и с глубинами до 90—120 см. Преобладающие грунты песчаные с разной степенью заиления.

Ценозы формации рдеста пронзеннолистного Potamogetoneta perfoliati имеют покрытие от 25 до 90—95 %. Участие доминанта составляет 20—60 %. Из плавающих и погруженных растений отмечены *Hydrocharis morsus-ranae*, *Lemna trisulca*, *Stratiotes aloides* L., *Myriophyllum spicatum*. В сложении формации зарегистрировано 10 видов. Рдест пронзеннолистный *Potamogeton perfoliatus* формирует пятнисто-куртинный тип зарослей, занимающих значительные площади литорали. Ценозы развиваются на глубинах 0.9—1.5 м. Из грунтов преобладают песчаные и илисто-песчаные.

В формации рдеста гребенчатого Potamogetoneta pectinati общее проективное покрытие колеблется в пределах 45—75, участие доминанта составляет

30—40 %. В моноценозах роль воднотравья незначительна; в смешанных оно достигает 15—17 %. Обычно четко развит ярус погруженных растений, в котором кроме доминанта встречаются *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult., *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Callitriche palustris* L. Всего в формации отмечено 10 видов. Рдест гребенчатый *Potamogeton pectinatus* образует характерный прерывисто-поясовый тип зарослей. Сообщества приурочены к прибрежьям озер с песчаными и песчанисто-гравийными, реже — илистыми грунтами обычно на глубинах 40—50 см.

Формация рдеста блестящего Potamogetoneta lucentis в монодоминантных и смешанных ценозах имеет проективное покрытие 40—45, доминант — 30—35 %. Из погруженных видов отмечены *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*, *Potamogeton perfoliatus*. Ярус воздушно-водных растений выражен слабо или часто отсутствует. Всего в сложении формации отмечено 8 видов. Моноценозы характерны для Кубенского озера, смешанные — для остальных водоемов системы. Ценозы приурочены к глубинам от 0.8—1.0 до 3 м с песчаными и илисто-песчаными грунтами. В экологическом ряду ассоциации ценозы рдеста блестящего *Potamogeton lucens* достигают нижних пределов массового распространения гидрофитов.

Травостои формации роголистника погруженного Ceratophylleta demersi достигают проективного покрытия 90—95 %. Участие доминанта составляет от 40—50 до 90 %. В смешанных ценозах обычными компонентами выступают *Myriophyllum spicatum*, *Elodea canadensis*, *Lemna trisulca*. Всего отмечено 12 видов. Роголистник погруженный *Ceratophyllum demersum* L. образует пятнисто-куртинный тип зарослей преимущественно в северо-западных заболачивающихся участках озер, а также в мелководных водоемах, расположенных в стороне от судового хода. Глубины колеблются от 0.5—0.6 до 1.2—1.4 м. Грунты преимущественно илисто-торфянистые.

Формация урути колосистой Myriophylleta spicati аналогична предыдущей. Доминирующий вид формирует плотные густые заросли на илистых и илисто-торфянистых грунтах в затишных участках водоемов на глубинах 80—100 см. Наибольшего развития ценозы достигают на озерах Долгом, Кишемском, Вазеринском.

В формации телореза обыкновенного Stratioteta aloidis общее проективное покрытие составляет 90—95, участие доминанта — 60—70 %. Из других видов отмечены *Lemna trisulca* (оз. Вазеринское), *Nymphaea candida* J. et C. Presl (оз. Покровское) и др. В сложении формации принимают участие 8 видов. Ценозы приурочены к илистым и торфянистым грунтам и распространяются до глубины 120—150 см. Кроме отмеченных озер ценозы телореза встречаются также на Кубенском в районе мыса Шелин (Распопов, 1977). На всех указанных водоемах они занимают ограниченные площади.

Формация элодеи канадской Elodeeta canadensis на озерах системы представляет адвентивное включение. Общее проективное покрытие достигает 90—95, участие доминанта — от 40—50 до 90 %. Из других видов чаще встречаются *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Lemna trisulca*. Ценозы отмечены на всех водоемах и развиваются в заливах и защищенных от ветра и волнения местах на глубинах до 1.5—1.7 м преимущественно на илистых и илисто-торфянистых грунтах.

Своеобразием растительности озер Северо-Двинской водной системы является значительное участие в их зарастании *Typha angustifolia*. Здесь этот вид находится на северо-восточном пределе своего фитоценотического ареала. В целом формационный состав растительности озер Северо-Двинской системы отражает основные черты растительности водоемов Северо-Запада европейской части СССР (Ануфриев, 1925; Цинзерлинг, 1934; Недоспасова, 1974; Распопов, 1985). Ассоциационный состав подчеркивает индивидуальные особенности изученных водоемов, хотя набор растительных сообществ такой же,

как и на других естественных и искусственных водоемах севера европейской части СССР, в частности на исследованных нами озерах Ярославской обл., Рыбинском и Шекснинском водохранилищах.

По особенностям зарастания исследованные водоемы можно разделить на следующие типы: рдестовый — оз. Кубенское; тростниково-рогозовый — озера Сиверское, Зауломское, Покровское; тростниково-камышовый — оз. Благовещенское; рогозовый — оз. Кишемское; урутево-рясковый — озера Долгое, Вазеринское.

В процессе зарастания и заболачивания озер системы существенным фактором выступает сплавинообразование. Оно носит сложный и иногда противоречивый характер, обусловленный тем, что на естественные процессы роста сплавин стало накладываться современное сплавинообразование. На исследуемых озерах образованию сплавин подвержены преимущественно северные и северо-западные участки, отличающиеся изрезанностью береговой линии. Эта особенность характерна вообще для водоемов Северо-Запада европейской части СССР. Заболачивание озер системы началось по типу развития надыловой сплавины, описанной И. Д. Богдановской-Гиенэф (1945), которая нередко принимается за надводную благодаря зыбкости и жидкому состоянию верхних слоев ила. Укажем, что надыловая сплавина, по этому автору, образуется путем зарастания несколько более уплотненного ила или сапропеля, что связано с опусканием уровня озер, имевшим место в суббореальный период голоцена. В этот период, характеризовавшийся теплым и сухим климатом, произошло понижение уровня озер, и на поверхности уплотненного ила успел отложиться торф. В последующий субатлантический период увеличение осадков привело к повышению уровня озер, всплыванию сплавин и превращению их в надводные. В настоящее время сплавинообразование происходит на водоемах шекснинского водораздела с относительно постоянным уровнем и не выражено на Кубенском озере, где значительные площади литорали выходят из-под воды с сентября по апрель.

На водоемах Северо-Двинской системы надвигающаяся с берега сплавина имеет толщину до 2.0—2.5 м. Над поверхностью воды она возвышается на 20—30 см. В нижней части сплавина довольно четко отделена от сильно разжиженного ила, уходящего на глубину более 1 м. Надыловая сплавина на изученных озерах отличается от «классической», в понимании В. Н. Сукачева (1926), резкой границей с открытой водной поверхностью. По-видимому, горизонтальное нарастание сплавины на отдельных участках акватории озер прекратилось или замедлилось, чему в немалой степени способствовала антропогенная деятельность, особенно движение моторных лодок, что усиливало водную эрозию и вследствие этого размывание окраины торфяников.

Основу растительного покрова старых сплавин со сформировавшимся горизонтом торфа образуют тростниковые, осоковые и тростниково-осоковые разнотравные сообщества, переходящие в приозерные болота. Растительность окраины сплавины со стороны открытой водной поверхности неустановившаяся. В ее составе преобладают болотные осоки и разнотравье: *Carex pseudocyperus*, *C. rostrata*, *C. nigra*, *C. acuta*, *Iris pseudacorus* L., *Lysimachia vulgaris* L., *Lycopus europaeus* L., *Naumburgia thyrsiflora*, *Caltha palustris*. Непосредственно по окраине обильно разрастаются типичные сплавинообразователи — *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Calla palustris* L. За границу сплавин они обычно не выходят.

В настоящее время на озерах системы интенсивно протекают процессы вторичного сплавинообразования, обусловленные разрастанием рогозовых, манниковых и тростниковых группировок, образующих зыбкий плавающий ковер, причем последний нередко отходит от старых сплавин. Генетически этот современный тип сплавинообразования не связан с первичным и его можно рассматривать как результат усиленного антропогенного эвтрофирования, что

имеет место на исследованных водоемах. Активизирование сплавинообразования вследствие ускоренного перехода на более высокие трофические уровни отмечается и для других районов европейской части СССР (Смагин, 1984).

Флора и растительность озер Северо-Двинской водной системы находятся под непрерывным антропогенным воздействием, продолжающимся более 150 лет, когда здесь было открыто судоходство. В последнее десятилетие происходит эвтрофирование водоемов, что приводит к усилению процессов зарастания. Рекреационный фактор, особенно на озерах Сиверском, Покровском и Долгом, отрицательно сказывается на состоянии популяций кувшинковых. Длительный антропогенный процесс привел к сглаживанию индивидуальных флористических особенностей озер, несомненно имевших место до постройки системы хотя бы в пределах шекснинского и сухонского водоразделов.

Для сохранения природного и уникального историко-культурного ландшафта Кирилло-Белозерского музея-заповедника озера Сиверское, Покровское и Долгое целесообразно объявить гидрологическим заказником. На всех озерах системы предлагается взять под охрану ценозы кувшинковых, а также редкий вид *Potamogeton filiformis*, относимый к локальным экзотам микулинского межледниковья (Соколова, Хомутова, 1972).

ЛИТЕРАТУРА

Ануфриев Г. И. Краткий очерк растительности поймы озера Ильменя и нижнего течения рек Ильменского бассейна // Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна. 1925. Вып. 4. С. 1—41. — *Богдановская-Гиенэф И. Д.* Заболачивание водоемов путем нарастания // Науч. бюл. ЛГУ. 1945. № 2. С. 19—21. — *Дубына Д. В.*, *Шеляг-Сосонко Ю. Р.* Географическая структура флоры водоемов Украины // Укр. бот. журн. 1984. Т. 41, № 6. С. 1—7. — *Ильинский Н. В.* Луга в долине реки Кубены Кадниковского уезда. Вологда, 1916. 72 с. — *Ильинский Н. В.* Сенокосные угодья по берегам Кубенского озера (Вологодский и Кадниковский уезды) // Материалы по изучению и использованию производительных сил Северного края. Вологда, 1922. Вып. 2. С. 1—82. — *Недоспасова Г. В.* Высшая водная растительность Псковско-Чудского водоема // Изв. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1974. Т. 83. С. 26—32. — *Распопов И. М.* Высшая водная растительность озера Кубенского // Озеро Кубенское. Л.: Наука, 1977. Ч. 2. С. 68—88. — *Распопов И. М.* Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1985. 197 с. — *Смагин В. А.* Заболачивание озер под влиянием антропогенной эвтрофикации (на примере озера Корбьярви, Южная Карелия) // Экология. 1984. № 3. С. 70—71. — *Соколова В. Б.*, *Хомутова В. И.* Граница валдайского оледенения в центральной части Вологодской области // Краевые образования материковых оледенений. М.: Наука, 1972. С. 196—202. — *Страздайте Ю. Ю.*, *Стяпанавичене В. В.* Хорологические группы видов водной растительности Литовской ССР // Тр. АН ЛитССР. 1978. Сер. В. № 4 (84). С. 3—9. — *Сукачев В. Н.* Болота, их образование, развитие и свойства. Л.: Изд-во Ленингр. лесн. ин-та, 1926. 162 с. — *Цинзерлинг Ю. Д.* География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 377 с. — *Шенников А. П.* Сведения о водной осоке (*Carex aquatilis* Wahlb.) и ее местообитаниях в районе Вологодской сельскохозяйственной опытной станции // Материалы Вологод. с.-х. станции. Вологда, 1925. Вып. 2. С. 98—107. — *Klinge J.* Über den Einfluss der mitteren Windrichtung auf das Verwachsen der Gawässer, nebst Betrachtung anderer von der Windrichtung abhängiger Vegetationserscheinungen im Ostbalticum // Engler's Bot. Leipzig, 1890. Bd 14. Hf 4. S. 263—313.

Институт биологии внутренних вод АН СССР,
Борок.

Получено 12 II 1987.

УДК 581.524.4+502.75 (571.6 Бот. журн., т. 74, № 3

А. Е. Кожевников

ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНОЙ ФЛОРЫ ХРЕБТА КРЮКИ И НЕОБХОДИМОСТЬ СОЗДАНИЯ НА НЕМ ЦЕНТРАЛЬНО-КАМЧАТСКОГО ЗАКАЗНИКА

A. E. KOZHEVNIKOV. FEATURES OF THE HIGH-MOUNTAIN FLORA OF THE KRYUKI MOUNTAIN RANGE AND THE NECESSITY OF ESTABLISHING OF THE CENTRAL-KAMCHATKA RESERVATION

На хр. Крюки с прилегающими участками предлагается организовать Центрально-Камчатский республиканский заказник площадью около 1000 км². Высокогорья хр. Крюки служат своеобразным рефугиумом редких на Камчатке и отсутствующих в Кроноцком заповеднике арктоальпийских видов, тяготеющих как к более северным (*Cardamine microphylla*, *Draba nivalis*, *Taraxacum soczavae*), так и к более южным (*Saxifraga davurica*, *Parageum calthifolium*) областям.

Советский Дальний Восток (СДВ), растительный мир которого весьма богат и разнообразен, заслуживает самого пристального внимания и решительных действий по организации природоохранных территорий. Даже средние показатели развития заповедников на СДВ значительно ниже, чем по стране в целом — на территории, составляющей 1/7 площади СССР, имеется менее 1/10 всех заповедников страны (Заповедники СССР. . ., 1985). В настоящее время из 13 действующих на СДВ заповедников в Камчатской обл. имеется только один. Из почти 1200 видов сосудистых растений, известных в Камчатской обл. (Определитель. . ., 1981), в Кроноцком заповеднике охраняется немногим более 700 видов (Якубов, 1984). Флора недавно открытого (восстановленного) Южно-Камчатского республиканского заказника, подчиненного Кроноцкому заповеднику, не обнародована, но ботанические исследования в течение ряда лет там ведутся Н. А. Шаульской. На этих территориях сохраняется уникальный растительный мир районов современного вулканизма Восточной и Южной Камчатки. Вместе с тем развитие сети природоохранных территорий в Камчатской обл. совершенно недостаточно и нуждается в дальнейшем расширении.

Развернутая программа охраны растительного мира Камчатской обл. была предложена С. С. Харкевичем и Н. Н. Качура (1985); в ней предусмотрено создание сети заповедников, заказников и памятников природы. Ее основная цель — обеспечить охрану всего видового состава области. В числе отмеченных для создания природоохранного режима территорий указан и Центрально-Камчатский заказник.

Целесообразность создания заказника на Центральной Камчатке подтверждена результатами полевых исследований, которые мы проводили на п-ове Камчатке в течение 1978—1980 гг. (Кожевников, 1981; Кожевников, Горшков, 1984). Было выявлено около 90 редких и новых для Камчатки видов, а также несколько примечательных во флористическом отношении территорий. Наиболее интересен, с этой точки зрения, хр. Крюки. Было высказано предложение о необходимости проведения дополнительных исследований и организации заказника на хр. Крюки (Кожевников, Горшков, 1984; Кожевников, 1985).

В 1979 г. мы исследовали только высокогорья в юго-западной части хребта в интервале высот 800—1400 м над ур. м., где в течение практически однодневной экскурсии было собрано 116 видов сосудистых растений. Из 46 пунктов, обследованных нами на п-ове Камчатке, именно здесь было отмечено наибольшее число (около 30) редких видов. Из них 6 оказались новыми для п-ова Камчатка — *Carex melanocarpa*, *C. rupestris*, *Draba nivalis*, *Eriophorum callitrix*, *Juncus triglumis*, *Taraxacum soczavae*. Из числа крайне редких (известных

большей частью из единичных местонахождений) на Камчатке отметим также *Carex scirpoidea*, *C. williamsii*, *Claytonia arctica*, *Cardamine microphylla*, *Parageum calthifolium*, *Saxifraga davurica*, *Pedicularis chamissonis*, *Senecio frigidus* и др.

Особый интерес представляют виды, найденные на хр. Крюки, но отсутствующие в Кроноцком заповеднике — *Trollius riederianus*, *Cardamine microphylla*, *Draba nivalis*, *Saxifraga davurica*, *S. hirculus*, *Parageum calthifolium*, *Pedicularis chamissonis*, *Senecio frigidus*, *Taraxacum soczavae.*

Ниже приводим полный список видов, собранных нами на хр. Крюки. Семейства и роды расположены по системе Энглера, виды — в порядке алфавита их латинских названий. Названия таксонов приведены в соответствие со сводкой С. К. Черепанова (1981). Редкие на Камчатке виды отмечены звездочкой. Виды, отсутствующие (по устному сообщению В. В. Якубова и Н. А. Шаульской) в Кроноцком государственном заповеднике (КГЗ) и Южно-Камчатском республиканском заказнике (ЮКРЗ), снабжены соответствующими комментариями.

Виды, собранные на хребте Крюки

Diphasiastrum alpinum (L.) Holub
Lycopodium annotinum L.
Juniperus sibirica Burgsd.
Alopecurus steinegeri Vasey
Calamagrostis sesquiflora (Trin.) Tzvel.
Festuca altaica Trin.
Poa malacantha Kom.
P. malacantha Kom. var. *vivipara* (Roshev.) Tzvel.
P. platyantha Kom. var *vivipara* (Kom. ex Roshev.) Tzvel.
Carex tripartita All.
C. falcata Turcz.
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.
C. misandra R. Br.
C. koraginensis Meinsh.
**C. melanocarpa* Cham. (отсутствует в ЮКРЗ)
C. kamtschatica Gorodk.
C. krascheninnikovii Kom. ex V. Krecz.
**C scirpoidea* Michx. (отсутствует в ЮКРЗ)
C. saxatilis L. (отсутствует в ЮКРЗ)
C. vanheurckii Muell. Arg.
C. vesicata Meinsh.
C. rupestris All. (отсутствует в ЮКРЗ)
Eriophorum brachyantherum Trautv. et Mey. (отсутствует в ЮКРЗ)
**E. callitrix* Cham. (отсутствует в ЮКРЗ)
**Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori et Paol. (отсутствует в ЮКРЗ)
Juncus beringensis Buchenau
J. castaneus Smith
J. triglumis L.
Luzula unalaschkensis (Buchenau) V. Vassil. (отсутствует в ЮКРЗ)
Tofieldia coccinea Richards.
Veratrum oxysepalum Turcz.
**Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm.
**Corallorhiza trifida* Chatel.
Salix arctica Pall.
**S. erythrocarpa* Kom. (отсутствует в ЮКРЗ)
S. kamtschatica (A. Skvorts.) Worosch. (отсутствует в ЮКРЗ)

S. parallelinervis B. Floder.
S. pulchra Cham. ×*S. chamissonis* Anderss.
Duschekia kamtschatica (Regel) Pouzar
Betula exilis Sukacz.
Polygonum plumosum Small
P. tripterocarpum A. Gray
P. viviparum L.
**Claytonia arctica* Adam (отсутствует в ЮКРЗ)
Gastrolychnis apetala (L.) Tolm. et Kozhanczikov
Minuartia arctica (Stev. ex Ser.) Graebn.
Silene acaulis (L.) Jacq. (отсутствует в ЮКРЗ)
Anemonastrum sibiricum (L.) Holub
**Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge (отсутствует в ЮКРЗ)
Ranunculus sulphureus C. J. Phipps
Thalictrum alpinum L.
Trollius riederianus Fisch. et Mey. (отсутствует в КРЗ)
Paraver microcarpum DC. (отсутствует в ЮКРЗ)
Cardamine bellidifolia L.
**C. microphylla* Adam (отсутствует в КГЗ)
**Draba nivalis* Liljebl. (отсутствует в КГЗ и ЮКРЗ)
Ermania perryoides (Cham.) Botsch.
Neuroloma nudicaule (L.) DC.
Noccaea kamtschatica (Karav.) Czer.
Chrysosplenium alternifolium L. (отсутствует в ЮКРЗ)
Saxifraga davurica Willd. (отсутствует в КГЗ и ЮКРЗ)
S. hirculus L. (отсутствует в КГЗ и ЮКРЗ)
S. hyperborea R. Br.
S. merkii Fisch. ex Sternb.
S. purpurascens Kom.
S. serpyllifolia Pursh (отсутствует в ЮКРЗ)
Aruncus kamtschaticus (Maxim.) Rydb.
Pentaphylloides fruticosa (L.) O. Schwarz
Dryas punctata Juz. (отсутствует в ЮКРЗ)
**Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle (отсутствует в ЮКРЗ)
**Parageum calthifolium* (Menz.) Nakai et Hara (отсутствует в КГЗ)
Potentilla vulcanicola Juz.
Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult. (отсутствует в ЮКРЗ)
Spiraea stevenii (Scheid.) Rydb.
Astragalus umbellatus Bunge
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell. (отсутствует в ЮКРЗ)
Oxytropis revoluta Ledeb.
Empetrum sibiricum V. Vassil.
Viola epipsiloides A. et D. Löve
Arctous alpina (L.) Niedenzu
Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don
C. tetragona (L.) D. Don (отсутствует в ЮКРЗ)
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.
Loiseleuria procumbens (L.) Desv.
Phyllodoce caerulea (L.) Bab.
Rhododendron aureum Georgi
Rh. camtschaticum Pall.
Vaccinium minus (Lodd.) Worosch.
V. uliginosum L.
Diapensia abovata (Fr. Schmidt) Nakai
Primula cuneifolia Ledeb.

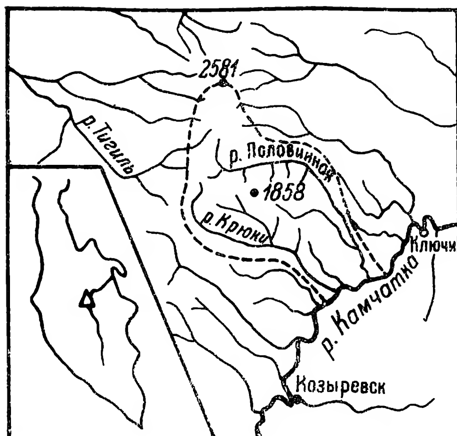
Gentiana glauca Pall.
Eritrichium villosum (Ledeb.) Bunge (отсутствует в ЮКРЗ)
Castilleja pallida (L.) Spreng
Lagotis minor (Willd.) Standl.
Pedicularis capitata Adam
P. chamissonis Stev. (отсутствует в КГЗ)
P. labradorica Wirsing (отсутствует в ЮКРЗ)
P. lanata Cham. et Schlecht.
P. oederi Vahl
Veronica grandiflora Gaertn.
Valeriana capitata L.
Campanula lasiocarpa Cham.
Antennaria angustata Greene
Arnica lessingii Greene (отсутствует в ЮКРЗ)
Artemisia borealis Pall.
A. furcata Bieb.
A. glomerata Ledeb.
Erigeron humilis J. Grah. (отсутствует в ЮКРЗ)
E. komarovii Botsch. (отсутствует в ЮКРЗ)
Saussurea nuda Ledeb.
S. pseudo-tilesii Lipsch.
**Senecio frigidus* (Richards.) Less. (отсутствует в КГЗ и ЮКРЗ)
Taraxacum ceratophorum (Ledeb.) DC.
T. kamtschaticum Dahlst.
T. soczavae Tzvel. (отсутствует в КГЗ и ЮКРЗ)

Выявленные виды, хотя и представляют собой далеко не полный список флоры хр. Крюки, тем не менее свидетельствуют о достаточно высоком флористическом своеобразии этой территории. Общее же число видов на хр. Крюки составит, по-видимому, не менее 400—500.

Кроме того, хр. Крюки, занимающий площадь около 600 км^2 в форме подковы с господствующей вершиной 1858 м над ур. м. в средней его части, представляет собой один из восточных отрогов центрального участка Срединного хребта и имеет исключительно выгодное географическое положение. Он находится на магистральном пути миграции растений по территории Камчатки в субмеридиональном направлении между Чукоткой и Северной Корякией, с одной стороны, и Курильскими островами — с другой. Своей северной частью он примыкает к горному массиву Алней (2581 м над ур. м.), покрытому ледниками, а его южный макросклон выходит к Центрально-Камчатской низменности, флора и растительность которой во многом носит реликтовый характер.

Исходя из вышеизложенного мы предлагаем организовать на хр. Крюки с прилегающими к нему с севера и юга участками горного массива горы Алней и Центрально-Камчатской низменности Центрально-Камчатский республиканский заказник. Его границей могут служить линии, проходящие от левого берега р. Камчатки по водоразделам рек Крюки и Половинной, захватывающие далее истоки р. Тигиль и ее притоков (рек Воронья и Белая) и р. Белой (приток р. Камчатки), а также южный макросклон горы Алней до ее вершины (см. рисунок).

Это, по-видимому, единственный участок, где на сравнительно небольшой территории (около 1000 км^2) будут представлены все растительные пояса Камчатки — от лесов и болот Центрально-Камчатской низменности до верхнего предела растительности у ледников горы Алней. Разнообразие местообитаний и растительности этой территории исключительно велико и вместе с тем типично для Центральной Камчатки. Ее флористическое богатство составит, как мы полагаем, не менее 700 видов.



Предлагаемые границы Центрально-Камчатского республиканского заказника.

Наиболее существенными элементами рельефа тут окажутся обширные каменисто-щебнистые водораздельные плато в верховьях рек западного и восточного побережий Камчатки и щебнисто-глинистые осыпи крутых горных склонов с весьма богатой и разнообразной высокогорной флорой. Кроме того, отметим широкие нагорные террасы с озерцами, разнообразные по режиму таяния снежники, древние вулканические постройки и т. д. В этих экотопах наблюдается концентрация арктоальпийских видов, свойственных более северным территориям, например Корякскому нагорью,и редких на Камчатке — *Carex scirpoidea*, *Eriophorum callitrix*, *Kobresia myosuroides*, *Juncus triglumis*, *Claytonia arctica*, *Silene acaulis*, *Cardamine microphylla*, *Draba nivalis*, *Senecio frigidus*, *Taraxacum soczavae* и др.

Высокогорья хр. Крюки представляются своеобразным рефугиумом арктоальпийских видов, вместе с тем здесь распространены эндемичные для Камчатки *Carex kamtschatica*, *C. krascheninnikovii* и *Salix kamtschatika*, а также тяготеющие к более южным районам и редкие на Камчатке виды — *Salix erythrocarpa*, *Parageum calthifolium*, *Saxifraga davurica* и др.

В нижней части вертикального профиля наибольший интерес представляют леса и заболоченные участки Центрально-Камчатской депрессии.

Заказник, если он будет организован, следует подчинить Кроноцкому заповеднику, тем самым будет укреплен его биосферный статус, поскольку уникальная и реликтовая на Камчатке растительность Центрально-Камчатской депрессии в его современных границах не представлена.

ЛИТЕРАТУРА

Заповедники СССР. Заповедники Дальнего Востока / Под общ. ред. В. Е. Соколова, Е. Е. Сыроечковского. М.: Мысль, 1985. 320 с. — *Кожевников А. Е.* Новые и редкие виды осоки для флоры полуострова Камчатка // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1981. № 121. С. 47—51. — *Кожевников А. Е.* Высокогорная флора хребта Крюки как объект для охраны природы // Изучение, использование и охрана растительного мира высокогорий: Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий (пос. Сосновка Камчатской обл., 22—28 VII 1985 г.). Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 161—162. — *Кожевников А. Е.*, *Горшков М. Ю.* Новые и редкие виды сосудистых растений флоры полуострова Камчатка // Бот. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1555—1562. — *Определитель* сосудистых растений Камчатской области / Под ред. С. С. Харкевича, С. К. Черепанова. М.: Наука, 1981. 412 с. — *Харкевич С. С.*, *Качура Н. Н.* Редкие виды сосудистых растений Камчатской области и задачи их охраны // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1985. С. 81—105. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Якубов В. В.* Сосудистые растения Кроноцкого государственного заповедника (Камчатская область): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Владивосток, 1984. 23 с.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 VI 1988.

УДК 005 : 581.5 : 633.2.03 Бот. журн., т. 74, № 3

К. А. Куркин, Г. Е. Левицкая

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

РАЗРАБОТКА ЕДИНОЙ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ НА ОСНОВЕ СИНТЕЗА ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ (ПО ЧАСТЯМ ПОЙМЫ)

K. A. KURKIN, G. E. LEVITSKAYA. AN ATTEMPT OF THE ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF FLOOD PLAIN MEADOWS. THE ELABORATION OF THE UNIFIED ECOLOGICAL CLASSIFICATION ON THE BASIS OF THE LANDSCAPE-ECOLOGICAL CLASSIFICATION SYNTHESIS (ON THE FLOOD PLAIN PARTS)

Изложена методика 2 путей синтеза «парциальных» (по частям поймы) классификаций: «крупноблочного» и «рендомизированного». Крупноблочный синтез сводится к «стыковке» синтаксонов парциальных классификаций по ступеням поемности. При рендомизированном синтезе все объекты-описания прямо распределяются по ступеням всех ранее выявленных классифицирующих факторов пойменных экотопов на основе экологических рубежей по каждому из них. В пределах ступеней поемности экологическая иерархия получаемых фитоценонов выявляется на основе их флористического и фитоценотического анализа. Экологические группы типов и типы отражают преобладание экотопического отбора, а подтипы — конкурентного. Оба пути синтеза дают сходные классификации. Показано большое значение разработки последовательных экологических классификаций пойменных лугов как для практики, так и для теории.

В предыдущих сообщениях одного из авторов (Куркин и др., 1986; Куркин, 1987) была обоснована возможность создания последовательной экологической классификации луговой растительности в поймах рек, показана экологическая специфика классификации лугов различных частей поймы. Отмечены неудобства пользования «парциальными» (по частям поймы) классификациями и обоснована целесообразность создания единой классификации на основе их синтеза в единую. Настоящее сообщение посвящено способам этого синтеза и краткой характеристике получаемых на его основе классификаций, а также тем перспективам, которые они открывают для теории и практики.

Как показал наш опыт, указанный синтез можно вести 2 различными способами, которые можно условно назвать «крупноблочным» и «рендомизированным».

«Крупноблочный» синтез сводится к объединению синтаксонов «парциальных» классификаций. Поскольку центральная часть составляет основу поймы, ее синтаксоны при объединении рассматриваются как «базовые». Совмещение проводится по ступеням поемности, параметры которых едины для всех частей поймы (Куркин и др., 1986; Куркин, 1987). Экологически специфичные синтаксоны других частей поймы, не имеющие экологических аналогов в центральной части, включаются в синтезируемую классификацию как таковые, а синтаксоны, экологически аналогичные базовым (центральной части), сопоставляются с ними по составу доминантов и индикаторов.

На среднепоемных ступенях в качестве экологических аналогов базовых деятельно аллювиальных типов выступают суглинистые типы прирусловья, а базовыми слабо аллювиальных — суглинистые типы приматериковья (т. е. части поймы, прилегающей к коренному берегу). На тех краткопоемных ступенях, где деятельно аллювиальные типы отсутствуют, аналогами базовых выступают типы со сходным гранулометрическим профилем почвы. Если базовый тип (центральной части) подразделен на центрально-прирусловый и центрально-притеррасный подтипы (Куркин, 1987), то типы прирусловья и притеррасья сопоставлялись с соответствующими им базовыми подтипами. При этом они полностью

объединялись с базовыми в один синтетический тип, если совпадали и по доминантам, и по индикаторам. Если же они совпадали по доминантам, но имели существенные экологические различия по индикаторам, то объединялись в один тип как особые подтипы.

В качестве иллюстрации приведем подтипы совмещенных типов собственно краткопоемной ступени.

Тип типчаково-серебристолапчатково-пырейный с синеголовником (Elytrigia repens (L.) Nevski — Festuca valesiaca Gaud.+Potentilla argentea L. (+Eryngium planum L.)), на песчаных почвах включает прирусловый подтип с *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub. и *Thalictrum minus* L. ($pH_{сол.}$ 6—7) и притеррасный с *Rumex acetosella* L. и *Sedum acre* L. ($pH_{сол.}$ 4.5—5.3).

Тип клубнично-лугоовсяницевый с астрагалом датским (Festuca pratensis Huds. — Fragaria viridis Duch. (+Astragalus danicus Retz.)), на двуслойных почвах, включает центрально-прирусловый подтип с *Thalictrum minus* и *Phlomis tuberosa* L. (A[1] 3; $pH_{сол.}$ 5.5—6.0) и центрально-притеррасный с *Leucanthemum vulgare* Lam., *Carex pallescens* L. и *Anthoxantum odoratum* L. (A1; $pH_{сол.}$ 4.5—5.0).

Тип клубнично-гераниево-лугоовсяницевый с козлобородником (Festuca pratensis+Geranium pratense L. (+Tragopogon orientalis L.) — Fragaria viridis), на суглинистых почвах, включает прирусловый подтип с *Bromopsis inermis*, *Dactylis glomerata* L. и *Thalictrum minus* (A 3—4; $pH_{сол.}$ 5.8—6.8) и центрально-притеррасный подтип с *Filipendula vulgaris* Moench и *Stellaria graminea* L. (A 2; $pH_{со.}$ 4.5—5.0).

При слиянии экологически аналогичных синтаксонов из различных частей поймы сопоставлялись (и соответственно расширялись) амплитуды их экологических параметров, а также их ландшафтная приуроченность (к частям поймы).

Сопоставление экологически аналогичных синтаксонов являлось одновременно проверкой степени их экологичности. Она оказалась чрезвычайно высокой: степень сходства совмещаемых фитоценонов (по доминантам и индикаторам) во всех случаях соответствовала степени их сходства по экологическим параметрам.

Крупноблочный синтез единой экологической классификации лугов Окской поймы был проведен нами еще в 1985 г. Классификация была смонтирована в рамках классификационной схемы ВНИИ кормов, разработанной до классов и подклассов (Классификация. . ., 1976). Синтаксоны всех рангов в нашей классификации были снабжены ботаническими диагнозами, позволяющими по геоботаническим описаниям последовательно определять класс, подкласс, группу типов, тип и подтип. Классификация была передана для апробации проектному институту Центргипрозем. В ней удалось достичь единства каждого синтаксона с соответствующей ему ландшафтно-топологической фацией. Однако в пойме между экотопом и ландшафтно-топологическим выделом жесткой сцепленности нет: слабая аллювиальность и кислая реакция почвы могут иметь место и в прирусловье, а притеррасье может испытывать омоложение благодаря активной аллювиальности (Еленевский, 1936; Шенников, 1941; Алексеенко, 1971; Куркин, 1972, и др.). В связи с этим некоторые из синтезированных типов и подтипов, неплохо характеризуя флористические особенности фаций различных частей поймы, оказались нечетко отграниченными друг от друга по параметрам аллювиальности и $pH_{сол.}$. Отчасти это было связано также и с тем, что в ходе построения классификации были допущены погрешности методического порядка: 1) имели место неточности при выделении по высотным отметкам ступеней краткопоемности; 2) не было отбраковки описаний по степени пастбищной дигрессии; 3) оценки степени аллювиальности были весьма приблизительными

[1]A — здесь и далее — ступени аллювиальности по стандартной шкале Л. Г. Раменского и др. (1956).

ввиду явной неполноты экологических таблиц аллювиальности Раменского и др. (1956).

В связи с этим мы решили устранить все перечисленные методические погрешности и после этого провести синтез экологической классификации заново. Прежде всего были уточнены относительные высотные отметки на изученных профилях по методике использования гидрологических материалов, предложенной Л. Н. Алексеенко (1973). При этом нивелировочные данные привязывались к среднемноголетним июньским уровням гидропостов. Далее все геоботанические описания профилей были расценены по шкалам-таблицам пастбищной дигрессии Раменского и др. (1956) и для построения классификации отобраны только те описания-объекты, которые соответствуют сенокосной ступени (ПД 3—4). Число описаний-объектов крупнотравных лугов сенокосного типа при этом сократилось мало, но мелкотравных пасторального типа (прежде всего на легких почвах) осталось мало.

Отбраковка по пастбищной дигрессии имела целью положить в основу классификации только узловые ценозы сенокосного типа с тем, чтобы затем привязывать к ним все пастбищные модификации. Непосредственная экологическая классификация пастбищных модификаций осложнена тем, что под влиянием выпаса происходит конвергенция ценозов. Поэтому привязка пастбищных модификаций к соответствующим узловым сенокосным типам предусматривается по сходству не ботанического состава, а параметров экотопа. Работа в этом направлении уже проводится и дает хорошие результаты. Оказалось, что часть экологических индикаторов в ценозах пастбищных модификаций не только сохраняется, но даже получает преобладание. Одновременно по ходу дигрессии в них появляются и новые, уже чисто пастбищные индикаторы экотопов.

С целью более адекватной оценки геоботанических описаний по фактору аллювиальности мы предприняли уточнение и дополнение экологических таблиц Раменского и др. (1956) прежде всего в пределах экстремальных градаций. Для уточнения индикаторов деятельно аллювиальных ступеней были использованы те прирусловые профили, в которых геоботанические описания сопровождались определением не только высотных отметок, но и мощности (а также гранулометрического состава) наилков. В качестве эталонов практического отсутствия наилков использовали луга типичного притеррасья, заливаемые осветленными водами и имеющие в связи с этим чисто песчаные или торфяные почвы.

После устранения всех методических недоработок встал вопрос: идти ли вновь путем крупноблочного синтеза или же прямо провести рендомизированный синтез единой классификации. С учетом ряда соображений мы выбрали второй путь. Если при крупноблочном синтезе экологические параметры большинства совмещенных синтаксонов определялись в процессе совмещения, то при рендомизированном их необходимо было установить заранее, исходя из данных ординации. В связи с этим следует уточнить соотношение понятий «ординация» и «классификация».

Некоторые авторы считают, что экологическая ординация есть распределение объектов по градациям отдельных факторов, а экологическая классификация — объединение их на основе сходства по всем факторам (Шилов, Комарова, 1977; Соболев, 1978). Однако объединение объектов даже на основе многомерной экологической координации не приведет нас к действительно экологической классификации, если при этом не будут учитываться реальные взаимосвязи между факторами (Куркин, 1987). Не менее важно и то, что при экологической ординации ценозы распределяются по произвольно выбранным и, как правило, равным (в том или ином исчислении) градациям фактора ординации, а при экологической классификации используются выявленные при ординации экологические рубежи, с переходом через которые происходит смена доминантов

и индикаторов, следовательно, и экологических синтаксонов. Именно эти рубежи и положены нами в основу выделения единиц экологической классификации. Поскольку эти экологические рубежи определяются по растительности, постольку и экологическая классификация, использующая эти рубежи, в конечном счете строится по признакам самой растительности.

Б. М. Миркин (1985) отрицает реальность существования экологических рубежей. При этом он опирается прежде всего на имя Раменского. Видимо, ему неизвестно, что в своей последней работе Раменский (1953 : 53) писал: «Несомненно наличие качественных рубежей в рядах изменения условий местообитания; эти рубежи обусловливают смены растительных формаций, . . . их выявление и объяснение — это большая научная задача». Ниже на своем конкретном материале мы попытаемся показать верность этих утверждений Раменского (1953).

В основу нашей классификации положена прежде всего ординация по фактору поемности. Анализ верхней — краткопоемной — части экоклина поемности позволяет выделить 3 экологических рубежа и соответственно 3 ступени краткопоемности.

Прежде всего достаточно четко выделяется рубеж, ниже которого полностью исчезают такие виды, как *Trifolium alpestre* L., *Dianthus borbasii* Vandas, *Veronica spicata* L., *Thymus marschallianus* Willd., *Seseli annuum* L., *Coronilla varia* L., *Koeleria glauca* (Spreng.) DC., *Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Woloszczak, *Artemisia austriaca* Jacq., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Salvia pratensis* L. и некоторые другие (табл. 1). Этот рубеж очерчивает нижнюю границу особо краткопоемной ступени. Ландшафтно она приурочена главным образом к склонам надпойменной террасы и коренного берега (их нижней части), а также к редко заливаемым склонам останцов среди поймы. Выделение этой ступени необходимо для индикации по растительности границ заливаемой поймы и уточнения, таким образом, площади пойменных лугов (при их будущей экологической инвентаризации).

Менее четко выражен следующий рубеж, проводимый по нижней границе таких видов, как *Polygala comosa* Schkuhr, *Artemisia campestris* L., *Erigeron acer* L., *Campanula patula* L., *C. rotundifolia* L., *Centaurea maculosa* Lam., *Cynanchum vincetoxicum* (L.) Pers., *Viscaria vulgaris* Bernh. (табл. 1). Этот рубеж в прирусловье совпадает также с верхней границей аллювиафильных ценозов, в которых преобладает *Bromopsis inermis*, а в центральной части увеличивает значимость мезофильных видов.

Наиболее четко выражен последний (третий) рубеж краткопоемности, отделяющий умеренно краткопоемные луга от собственно среднепоемных. На этом рубеже большая группа видов (более 15) полностью исчезает, а почти столь же многочисленная группа скачкообразно резко снижает свой уровень значимости до минимума (табл. 1). Фундаментальность этого экологического рубежа вполне оправдывает принятое в классификации ВНИИ кормов разделение пойменных лугов на 2 класса: краткопоемные и долгопоемные.

Класс долгопоемных лугов приходится характеризовать в основном негативно — отсутствием индикаторов краткопоемности, хотя в качестве характерных для долгопоемного класса можно назвать такие виды, как *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Veronica longifolia* L., *Carex acuta* L., *Achillea cartilaginea* Ledeb., *Ranunculus repens* L., *Galium uliginosum* L., *Calistegia sepium* (L.) R. Br., *Poa palustris* L. и *Carex vulpina* L. Однако все эти виды при повышенном увлажнении могут встречаться и вне поймы, а в пойме характерны для долгопоемных ступеней. Это свидетельствует об экологической неоднородности класса долгопоемных лугов и о целесообразности его разделения. Оно и проведено нами в форме выделения ступеней поемности, рассматриваемых в качестве подклассов.

ТАБЛИЦА 1

Индикаторы ступеней краткопоемности (в Окской пойме)

Вид	Классы поемности						
	краткопоемный			долгопоемный			
	Ступени поемности						
	ОКП	СКП	УКП	ССП	УСП	СДП	ОДП
Trifolium alpestre	1						
Dianthus borbasii	1						
Veronica spicata	1						
Thymus marschallianus	1						
Seseli annuum	1						
Coronilla varia	1						
Koeleria glauca	1						
Cytisus ruthenicus	1						
Artemisia austriaca	1						
Phleum phleoides	1						
Salvia pratensis	1						
Acinos arvensis	1						
Polygala comosa		1					
Artemisia campestris	3	1					
Erigeron acer	1	1					
Campanula patula	1	1					
C. rotundifolia	1	1					
Centaurea maculosa	1	1					
Cynanchum vincetoxicum		1					
Viscaria viscosa	1	1					
Festuca valesiaca	2	2	1				
Agrostis vinealis	2	1	1				
Dactylis glomerata	2	1	1				
Astragalus cicer	2	1	1				
A. danicus	1	2	1				
Berteroa incana	3	2	1				
Allium oleraceum	1	1	1				
Bunias orientalis	2	1	1				
Phlomis tuberosa	2	2	1				
Tragopogon orientalis	1	3	2				
Hieracium pilosella	1	1	1				
Echinops sphaerocephalus	1	1	1				
Knautia arvensis	2	1	1				
Carduus nutans	1	1	1				
Iris sibirica		1	1				
Trifolium medium		1	1				
Koeleria delavignei	1	2	2	1			
Lotus corniculatus	1	2	2	1			
Medicago falcata	3	4	3	1			
Trifolium montanum	3	3	3	1			
Dianthus fischeri	2	4	3	1			
Potentilla argentea	4	2	1	1			
Fragaria viridis	2	4	3	1			
Plantago media	2	3	2	1			
P. lanceolata	2	2	1	1			
Seseli libanotis	2	3	2	1			
Filipendula vulgaris	1	3	3	1			
Ranunculus polyanthemus	1	2	2	1			
Thalictrum minus	2	2	1	1			
Campanula glomerata		1	2	1			
Число объектов	23	61	81	50	26	40	39

Примечание. Ступени поемности: ОКП — особо краткопоемная, СКП — собственно краткопоемная, УКП — умеренно краткопоемная, ССП — собственно среднепоемная, УСП — удлиненно среднепоемная, СДП — собственно долгопоемная, ОДП — особо долгопоемная. Уровни значимости: 1 — постоянство 1—20 %, 2 — сумма процентов постоянства и верхнего тертиля покрытия 20—40, 3 — 40—60, 4 — 60—80, 5 — 80—100, 6 — >100.

Самая верхняя — ступень класса долгопоемных лугов — от нижележащей удлиненно среднепоемной отделяется рубежом, на котором исчезают такие виды, как *Prunella vulgaris* L., *Galium verum* L., *Heracleum sibiricum* L., *Cenolophium fischeri* (Spreng.) Koch, и резко уменьшают свою значимость такие, как *Nardus stricta* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Achillea millefolium* L., *Trifolium pratense* L., *Rumex thyrsiflorus* Fingerh. и др. (табл. 2).

Следующие 2 ступени (удлиненно среднепоемная и собственно долгопоемная) флористически более или менее постепенно переходят одна в другую, образуя континуум. Однако по доминантам рубеж между ними выражен четко. Кроме того, эти ступени существенно отличаются друг от друга по подходам к их мелиорации, улучшению и использованию, а это, по Раменскому (1953), — решающий критерий проведения границ между экологическими синтаксонами.

Экотопически ступени долгопоемного класса «маркируются» ступенями увлажнения по Раменскому (1956). Интервалы увлажнения между ступенями этого класса в нашей классификации неодинаковы и непроизвольны. Так, первоначально при ординации через равные интервалы были выделены фитоценоны, соответствующие интервалам 79—84 и 84—89. Однако при сопоставлении экологически аналогичных пар фитоценонов, соответствующих этим интервалам, оказалось, что по доминантам и индикаторам они практически не отличаются друг от друга. Поэтому при классификации эти 2 интервала были объединены в одну собственно долгопоемную ступень с интервалом 79—89 (табл. 2). Особо долгопоемная ступень (89—101) имеет свойственные только ей индикаторы (табл. 2).

Обособленную ступень (подкласс) образуют сыроватые и сырые краткопоемные луга грунтового увлажнения, примыкающие к надпойменной террасе и коренному берегу. По высотным отметкам они относятся к классу краткопоемных, но по увлажнению соответствуют долгопоемным.

В пределах ступеней поемности группы типов и типы были выделены по гранулометрическому профилю и pH почв, степени аллювиальности и устойчивости послепаводкового увлажнения. В ходе предварительной ординации по каждому из этих факторов были выделены классифицирующие рубежи.

По гранулометрическому профилю почв в классе краткопоемных лугов выделены 4 ряда почв, каждый из которых имеет свойственные ему виды-индикаторы: 1) песчаный, неяснослоистый; 2) двуслойный («зернистослоистый» по В. Г. Шаталову, 1986); 3) суглинистый; 4) обратнодвуслойный (подробнее см. Куркин, 1987).

Реакцию почв в экологических исследованиях принято оценивать pH водной вытяжки (Ellenberg, 1958; Работнов, 1985, и др.). Однако Т. А. Работнов (1985) признает, что pH водной вытяжки может значительно отличаться от pH ризосферы луговых трав, поскольку корни, поглощая и выделяя те или иные ионы, активно взаимодействуют с поглощающим комплексом почв. Поэтому, вероятно, для растений более существенна не актуальная, а потенциальная кислотность почв, т. е. pH солевой вытяжки с KCl. Кроме того, актуальная кислотность весьма лабильна во времени (Ellenberg, 1958), а потенциальная более стабильна. В послойных образцах почвы нами определялись $pH_{водн.}$ и $pH_{сол.}$, причем было обнаружено, что $pH_{водн.}$ в почвах Окской поймы варьирует в пределах 5.5—7.5 и эти вариации слабо коррелируют с составом ценозов. В отличие от этого $pH_{сол.}$ варьирует здесь более широко (3.8—7.0) и это варьирование явно коррелирует с составом ценозов. Экологическим рубежом, при переходе через который отмечается смена нейтрофилов ацидофилами, является здесь $pH_{сол.}$ 5.0. Этот же рубеж принят агрохимиками для разделения почв на требующие и не требующие известкования. Подвижный Al обнаруживается также при переходе через этот рубеж (Возбуцкая, 1964). С учетом вышеизложенного для пойменных лугов в качестве классифицирующего критерия мы используем не актуаль-

ТАБЛИЦА 2

Экологические параметры, доминанты и индикаторы экологических синтаксонов класса долгопоемных лугов (включая особо долгопоемные)

Показатель, вид	Ступень поемности													
	ССП (У 65–73)				УСП (У 73–79)			СДП (У 79–89)				ОДП (У 89–101)		
	Группы типов													
	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		притеррасная	центральная	прирусловая
	Тип													
	песчаный	суглинистый	суглинистый	песчаный	двуслойный	суглинистый	суглинистый	притеррасный	центральный	центральный	прирусловый			
Число объектов	7	24	12	7	5	7	14	8	12	13	7	14	19	6
Экологические параметры	Среднее значение													
Увлажнение	68	68	70	72	76	76	76	85	84	84	84	95	95	96
Аллювиальность	2.7	3.1	5.4	7.3	3.6	3.3	6.4	3.1	3.7	5.9	6.4	4.7	5.0	6.0
pH солевой	4.5	5.1	5.3	5.9	4.8	4.8	5.3	4.7	4.6	5.2	6.3			
Пастбищная дигрессия	4.0	3.8	3.5	3.6	3.7	3.5	3.6	3.5	3.5	3.5	3.2	3.6	3.5	3.4
Доминанты	Верхний тертиль (% проективного покрытия)													
Poa pratensis	3													
Agrostis tenuis	6													
Festuca rubra	3													
Nardus stricta	4													
Festuca pratensis		9				6								
Elytrigia repens		6	4			11	3							
Bromopsis inermis		5	30	60			20							
Phleum pratense		4				13								
Phalaroides arundinacea			28	18			28		26	53	59		36	3
Galium rubioides			2		6		12							
Artemisia procera				13										
Rubus caesius				4										
Deschampsia cespitosa					30									
Ranunculus repens					6	5		6	5	2				
Potentilla anserina					5									
Carex acuta								25				25	35	50
C. vesicaria								8						
Filipendula ulmaria								8						
Carex vulpina									8					
Poa palustris									5					
Achillea cartilaginea										5	1			
Salix triandra											8			
Glyceria maxima												22	4	
Calamagrostis canescens												3		
Alisma plantago-aquatica														7
Equisetum fluviatile														5

Показатель, вид	Ступень поемности												
	ССП (У 65—73)				УСП (У 73—79)			СДП (У 79—89)				ОДП (У 89—101)	
	Группы типов												
	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		притеррасная	центральная	прирусловая
	Тип												
	песчаный	суглинистый	суглинистый	песчаный	двуслойный	суглинистый	суглинистый	притеррасный	центральный	центральный	прирусловый			
Диагностические виды	**Уровень значимости**													
Собственно среднепоемных														
Equisetum arvense	2	3	3	3		1	1							
Potentilla erecta	2													
Prunella vulgaris	3													
Carex pallescens	1													
Anthoxanthum odoratum	2													
Nardus stricta	3													
Agrostis tenuis	3				1									
Carex leporina	3				1									
Achillea millefolium	4	3	1		1									
Trifolium pratense	3	3	1			1	1							
Galium verum		4	3											
Geranium pratense	1	4	3	1		1	1		1					
Rumex thyrsiflorus		3	2	2	1		1							
Centaurea jacea		4				2								
Heracleum sibiricum		1	3	1										
Cenolophium fischeri			1	3										
Среднепоемных (в целом)														
Festuca rubra	5	2			5									
Deschampsia cespitosa	5	3			6	5		1	1					
Ranunculus acer	5	3			3	3								
Phleum pratense	5	5			4	5		1		1				
Glechoma hederacea	3	3	2		4	4		1		1				
Ranunculus auricomus	1	3			3	3			1					
Galium rubioides		4	2			2	4	2	1	1	1			
Festuca pratensis	3	5	1		1	4		1			1			
Lathyrus pratensis		3	3			4	1	1						
Bromopsis inermis	1	4	6	6		2	6			1	1			

Показатель, вид	ССП (У 65—73)				УСП (У 73—79)			СДП (У 79—89)				ОДП (У 89—101)		
Группы типов	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		притеррасная	центральная	прирусловая
Тип	песчаный	суглинистый	суглинистый	песчаный	двуслойный	суглинистый	суглинистый	притеррасный	центральный	центральный	прирусловый			
Удлиненно-среднепоемных и собственно-долгопоемных														
Ranunculus repens		2			5	5	1	3	4	3		2	1	
Filipendula ulmaria	1	1	1		4	2	1	5	1				1	
Achillea cartilaginea	1	2	2	1	4	2	3	2	2	4	3	1	1	
Poa palustris	3	3	3	1	3	5	4	5	3	4	1	2	2	
Carex vulpina		1			1	4	1	2	4	2		1	1	
Salix triandra											3			
Долгопоемных (в целом)														
Carex acuta	1			1	1	3	2	5	3	2	1	6	6	6
Myosotis palustris								2						
Lysimachia vulgaris								4	1	1		3	1	
Carex vesicaria					1			4				4		
C. cespitosa								2	1			2		
Scutellaria galericulata								2		1		3	1	
Galium palustre								1	3	1		1	2	
Beckmannia eruciformis									2	2	1		2	
Equisetum fluviatile									1	2		1	3	3
Caltha palustris										2				
Stachys palustris								1		1	2	1	1	
Особо долгопоемных														
Glyceria maxima								1				5	3	
Calamagrostis canescens					1				2			3	2	
Scirpus lacustris													1	
Oenanthe aquatica													1	
Sparganium simplex													1	
Typha angustifolia													1	
Cicuta virosa													1	
Naumburgia thyrsiflora													1	

Показатель, вид	Ступень поемности													
	ССП (У 65—73)				УСП (У 73—79)			СДП (У 79—89)				ОДП (У 89—101)		
	Группы типов													
	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная	слабо аллювиальная		деятельно аллювиальная		притеррасная	центральная	прирусловая
	Тип													
	песчаный	суглинистый	суглинистый	песчаный	двуслойный	суглинистый	суглинистый	притеррасный	центральный	центральный	прирусловый			
Alisma plantago-aquatica												1	2	4
Lythrum salicaria												1	2	3
Leersia orysoides														1
Ацидофильно-аллювиофобных														
Carex nigra	3				3									
Viola canina	3	1			3									
V. epipsila	1				2									
Galium uliginosum	3	1			4	3		2				1		
Juncus filiformis	1				3			1				1		
Potentilla anserina	5	1			5	1	1	3		1		2		
Cnidium dubium		2	1		4	3		3	1					
Нейтрофильно-аллювиофильных														
Phalaroides arundinacea		1	5	4		2	6	5	6	6	6	2	6	5
Veronica longifolia	2	1	3	3		1	1	1		2	1			
Calystegia sepium			1				1		1	1	1		1	
Rubus caesius			2	2						1	1			
Cirsium setosum		1	3		1		2							
Artemisia procera				5						1	1			

Примечание а) 1—6 — уровни значимости видов (обозначения те же, что и в табл. 1); б) в обводимые рамками узкоиндикаторные группы, диагностирующие в пределах каждой ступени поемности отдельные типы или группы типов, «верные» виды (встречающиеся в пределах данной ступени поемности только в индицируемом синтаксоне) включены независимо от уровня их значимости, а «характерные» виды (встречающиеся и в других типах данной ступени, но с меньшим уровнем значимости) — при уровне значимости не ниже «3»; в) ступени увлажнения (У), аллювиальности (А) и пастбищной дигрессии (ПД) даны по стандартным шкалам Раменского и др. (1956).

Шкала увлажнения, ступени: 47—52 — лугово-степное (влажностепное), 53—63 — сухолуговое (и свежелуговое), 64—76 — влажнолуговое, 77—88 — сыролуговое, 89—93 — болотно-луговое, 94—103 — болотное. Шкала пастбищной дигрессии, ступени: 1—2 — влияние выпаса не сказывается или влияние очень слабое; 3—4 — слабое влияние выпаса, сенокосная стадия; 5 — умеренное влияние выпаса (полупастбищная стадия). Шкала аллювиальности, ступени: 1 — без отложения наилка (или следы), 2—3 — очень слабо аллювиальные (0.1—0.3 см наилка), 4 — слабо аллювиальные (0.3—0.5 см наилка), 5—7 — умеренно аллювиальные (0.5—2.0 см наилка), 8 — сильно аллювиальные (2.0—4.0 см наилка).

ную, а потенциальную кислотность почв, а в качестве классифицирующего рубежа — $pH_{сол.}$ 5.0.

Предварительная ординация ценозов по фактору аллювиальности показала, что массовое выпадение аллювиафобов и резкое усиление аллювиафилов приурочено к ступени аллювиальности 4.0 по стандартной шкале Раменского и др. (1956). Этот рубеж и принят нами в качестве границы между слабо аллювиальными и деятельно аллювиальными типами лугов.

Устойчивость послепаводкового увлажнения за отсутствием соответствующих шкал-таблиц индицировали по частям поймы: минимальная — в прирусловье и максимальная — в притеррасье.

Иерархия классифицирующей значимости перечисленных экологических факторов заранее не предопределялась, а выявлялась на основе сопоставления выделенных на каждой ступени поемности фитоценонов по доминантам и индикаторам. Характерно, что выявленная таким образом фактическая экологическая иерархия в основном совпала с той, которая была получена первоначально другим способом — при крупноблочном синтезе.

На краткопоемных ступенях основное классифицирующее значение имели гранулометрический профиль и pH почв. На песчаных почвах ацидофильные и нейтрофильные фитоценоны имели общие виды-индикаторы (*Potentilla argentea*, *Sedum acre*, *Berteroa incana* (L.) DC., *Rumex acetosella*) и поэтому были объединены в псаммофитные группы типов. В группы типов были объединены также ацидофильные и нейтрофильные фитоценоны суглинистых почв. Ацидофильные и нейтрофильные фитоценоны двуслойных почв и ценотически, и флористически имели между собой мало общего, и потому были выделены в качестве обособленных типов.

На нижней ступени краткопоемности появляются фитоценоны, индицирующие активную аллювиальность ($А > 4$). Они могут быть приурочены к различным по гранулометрическому профилю почвам (выделено 3 типа), но их объединяют в одну группу доминирование *Bromopsis inermis* и отсутствие аллювиафобов. Еще ниже — на среднепоемных ступенях — критерий аллювиальности становится уже доминирующим: фитоценоны, приуроченные к экотопам, сходным по степени аллювиальности, но различным по гранулометрическому профилю почв, оказываются экологически более близкими (имеют больше общих диагностических видов), чем фитоценоны экотопов со сходным гранулометрическим профилем, но различных по степени аллювиальности. Поэтому на среднепоемных ступенях группы типов выделяли по степени аллювиальности, а типы — по гранулометрическому профилю почв (табл. 2).

Наконец, на долгопоемных ступенях в качестве классифицирующего фактора выступает устойчивость послепаводкового увлажнения (часть поймы). Она становится превалирующим фактором на особо долгопоемной ступени.

В пределах экологических типов можно выделить подтипы. Но в рендомизированном варианте классификации различия между ними нечеткие: дифференциация на типы обусловлена экотопически, а на подтипы — эколого-ценотически. Поясним это на примере. На собственно среднепоемной ступени ценозы, приуроченные к суглинистым почвам, и в слабо аллювиальной, и деятельно аллювиальной группах, на первый взгляд, четко разделяются на ацидофильные ($pH_{сол.} < 5$) и нейтрофильные ($pH_{сол.} > 5$). Однако анализ показывает, что различия между ацидофильными и нейтрофильными фитоценонами на этой ступени касаются не набора видов, а лишь уровней их значимости. Притом и различия эти в конечном счете обусловлены отношением к pH лишь двух видов-виолентов (*Bromopsis*, *Phalaroides*): в нейтрофильных вариантах они господствуют, конкурентно подавляя прочие виды, а в ацидофильных резко уменьшают свое участие. Поэтому и доминирование в ацидофильных вариантах

Elytrigia repens, а также *Alopecurus pratensis*, и малое их участие в нейтрофильных вариантах есть результат не экотопического, а конкурентно-ценотического отбора. С учетом этого на данной ступени ацидофильные и нейтрофильные фитоценоны классифицировались как подтипы.

На примере класса долгопоемных лугов (табл. 2) рассмотрим значение для экологической классификации как доминантов, так и индикаторов. Но прежде несколько слов в защиту доминантов. Миркин (1985) и Л. В. Швергунова с соавторами (1986) критикуют доминантный подход вообще. Но при этом опираются на недостатки только его «монодоминантного» варианта. Между тем с учетом полидоминантности и переменной доминантности большинства луговых фитоценозов их следует характеризовать совокупностью доминантов. И тогда изрядная часть приписываемых доминантному подходу недостатков отпадет, а индикаторная ценность совокупностей доминантов окажется достаточно высокой (Куркин, 1971; Василевич, 1983, 1985; Петрова, 1984).

В верхней части табл. 2 каждый синтаксон характеризуется набором из 4 доминантов (или менее — в случае олигодоминантных ценозов). В число доминантов включаются виды, имеющие наибольшие верхние тертили проективного покрытия (не менее 1 %). В нижней части той же таблицы синтаксоны диагностируются флористически. Как можно видеть, по доминантам среднепоемные ступени четко отличаются от собственно долгопоемной, а последняя — от особо долгопоемной. Практически одинаковыми оказались наборы доминантов у деятельно аллювиальных типов (табл. 2). Лишь привлечение флористических критериев позволяет увидеть между ними существенные экологические различия: участие в первом случае индикаторов укороченной поемности (*Trifolium pratense*, *Geranium pratense*, *Rumex thyrsiflorus*, *Heracleum sibiricum*), а во втором — удлиненной (*Achillea cartilaginea*, *Poa palustris*, *Carex vulpina*, *C. acuta*). Однако в данном случае следует обратить внимание не только на экологические различия между этими деятельно аллювиальными типами смежных ступеней поемности, но и зафиксировать их явное эколого-ценотическое сходство, объединив их в одну кострецово-двукисточниковую формацию. Может быть выделена также остроосоковая формация, экологически совпадающая с особо долгопоемной ступенью (табл. 2).

Экологические типы в пределах каждой из ступеней поемности по доминантам диагностируются вполне четко. Однако не следует преувеличивать надежность экологической информации верхнетертильных значений, поскольку они несут определенный элемент случайности. Но диагностические возможности доминантов — не главное. Доминанты незаменимы для характеристики потенциальной продуктивности, кормовой ценности и структуры ценозов. В этом плане следует выделить по доминантам мелкотравные краткопоемные луга, верховозлаковые среднепоемные, а также крупнозлаковые и крупноосоковые долгопоемные, т. е. группы формаций по А. П. Шенникову (1941).

Перейдем к индикаторам. Диагностическая часть табл. 2 может служить иллюстрацией эколого-ценотического своеобразия видов.[2] В ней нет ни одной пары экологически тождественных видов. Даже такие два экологически сходных вида, как *Ranunculus acer* и *R. auricomus*, противоположны в их отношении к песчаным почвам с $pH < 5$: первый является на собственно среднепоемной ступени одним из их индикаторов, а второй их избегает (табл. 2). Отражением этого эколого-ценотического своеобразия видов является то, что индикаторы одной и той же ступени поемности являются индикаторами различных типов на этой ступени. И потому в табл. 2 они в общей рамке индицируемой ступени

[2] Термин «экологическая индивидуальность» целесообразно заменить термином «эколого-ценотическое своеобразие», поскольку понятие «индивидуальность» подразумевает независимость поведения. Между тем большинство видов в луговых ценозах в той или иной мере ценотически зависимо от поведения виолентов-эдификаторов.

(или двух смежных ступеней) заключены в узкие рамки индицируемых ими типов (или групп типов). Наряду с этим имеются виды с относительно широким экологическим диапазоном по фактору поемности, но узким в отношении экологических критериев выделения групп типов и типов. Так, в классе долгопоемных лугов выделены 2 альтернативные группы индикаторов: ацидофильные аллювиафобы и нейтрофильные аллювиафилы (табл. 2). В целом выявленные наборы индикаторов вполне достаточны для создания надежного определителя всех выделяемых синтаксонов. Такой определитель предполагается дать в следующем сообщении.

Сравнение крупноблочного варианта классификации, созданного совмещением парциальных классификаций (по частям поймы), с рендомизированным вариантом, созданным на основе распределения объектов непосредственно по экологическим параметрам (с последующей оценкой ранга полученных синтаксонов и их иерархии по ботаническим критериям), показало следующее:
1) оба пути привели к сходным результатам, а это, по В. И. Василевичу (1983), свидетельствует о соответствии выделенных синтаксонов реальности (и классификации в целом); 2) в рендомизированном варианте не удалось адекватно отразить экологическую специфику краткопоемных притеррасных лугов грунтового увлажнения (они по параметрам увлажнения оказались в классе долгопоемных лугов); 3) в рендомизированном варианте недостаточно репрезентативны характеристики тех краткопоемных синтаксонов пасторального типа, по которым после отбраковки пастбищных модификаций осталось мало объектов,[3] 4) в рендомизированном варианте каждый синтаксон получил не только качественную, но и количественную характеристику (верхне-тертильный список доминантов и уровни значимости индикаторов), что позволяет на основе материалов этого варианта изучать эколого-ценотические закономерности распределения в пойме всех видов и использовать количественные характеристики синтаксонов как исходные в рядах пастбищных и других антропогенных сукцессий; 5) поскольку рендомизированный вариант основан на экологических рубежах по всем классифицирующим факторам, синтаксоны его более четко различаются по параметрам и ценозов, и экотопов, что делает его хорошей основой для последующей систематизации результатов всех исследований пойменных лугов (данного региона) и всех опытов с их мелиорацией, улучшением и использованием (по его экологическим синтаксонам).

В прикладном аспекте экологические классификации могут:
1) служить основой при выборе места (экологический тип луга) для закладки будущих опытов и стационаров, выявления экологических типов лугов, еще не затронутых исследованиями; 2) служить «передаточным механизмом» от опытов к эффективному внедрению их результатов (технологий, приемов) на соответствующих типах лугов; 3) играть роль «периодической системы» экологических типов лугов, на основе которой можно и просто необходимо систематизировать весь уже накопленный запас наших знаний о пойменных лугах и наших разработок способов их мелиорации, улучшения и использования. Как бессмысленно накапливать наши знания о растениях, не дифференцируя их по видам, так бесперспективно и далее вести изучение пойменных лугов вообще. Каждое исследование в пойме, каждый опыт проводятся на каком-то определенном экологическом типе, и их результаты необходимо привязывать именно к этим типам. И тогда в итоге о каждом экологическом синтаксоне мы будем знать многое и для каждого из них будем иметь набор апробированных технологий рационального использования, улучшения и мелиорации. Надо ли

---

[3] С учетом этого в настоящее время (1986—1987 гг.), разрабатывая экологическую классификацию сенокосов степной зоны, мы закладываем и изучаем нивелировочные профили только на массивах чисто сенокосного пользования с тем, чтобы исключить необходимость последующей отбраковки объектов по ступеням пастбищной дигрессии.

говорить, что внедрение таких классификаций в практику работы проектных институтов системы Гипрозем и Гипроводхоз не только облегчит работу проектировщиков этих институтов, но и повысит качество составляемых ими проектов. Разумеется, при этом должны быть повышены также требования и к качеству геоботанических описаний, проводимых при обследовании пойменных лугов. Однако ценность той информации, которую проектировщики получат через посредство этих геоботанических описаний, многократно окупит затраты на их более тщательное проведение. Можно полагать, что в связи с этим возрастет ценность и самой геоботаники (точнее — пойменного луговедения) как науки.

Необходимо подчеркнуть, что вышеуказанные прикладные функции может выполнить лишь экологическая классификация, все синтаксоны которой представляют реальное единство экотопической и фитоценотической определенности.

Не менее перспективно использование экологических классификаций пойменных лугов в качестве основы для их картирования: помимо традиционной геоботанической карты экологическая классификация позволяет составить целую серию специализированных экологических карт. И если карты гранулометрического профиля и pH почв мы можем составить непосредственно, то карты поемности и аллювиальности иным путем создать просто невозможно. Между тем именно они должны стать системной основой для рационального использования и охраны пойменных ландшафтов. Экологическая классификация является также отличной основой для составления карт, индицирующих по растительности потребности лугов в осушении и орошении. Подобные карты нами уже составляются и оказываются более достоверными, нежели карты, составляемые на основе почвенной или детальной нивелировочной съемок (Куркин, Панферов, 1987). В районах, где поймы в основном распаханы, экологические классификации могут быть использованы для составления карт восстановленной растительности (по данным почвенной съемки).

Экология пойменных лугов, несмотря на их интразональность, испытывает существенные зональные изменения. В частности, с движением к югу резко усиливается послепаводковое иссушение, что находит отражение в растительности. Несомненно наличие определенных изменений пойменной растительности и при движении с запада на восток. Поэтому экологические классификации пойменных лугов должны быть зональными и региональными. С учетом этого мы предлагаем приступить широким фронтом к разработке зонально-региональных экологических классификаций пойменных лугов европейской части РСФСР, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, Прибалтики, Белоруссии, Украины и Казахстана (Куркин, Панферов, 1987). Желательно вести эти работы по единой методике, в итоге создать единую экологическую классификацию всех пойменных лугов СССР, провести на ее основе экологическую инвентаризацию, привязать к ее типам результаты всех исследований и разработок, что позволит вести улучшение и использование всех наших пойменных лугов по оптимальным технологиям и с полным учетом требований охраны окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеенко Л. Н. Луга Черевковской поймы Северной Двины. II. Экологические условия развития луговой растительности // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1971. № 6. С. 100—112. — *Алексеенко Л. Н.* К методике использования гидрологических материалов для характеристики экологических условий развития пойменной растительности // Вест. ЛГУ. Геология. География. 1973. № 18. С. 111—122. — *Василевич В. И.* О проекте многотомного издания «Растительность СССР» // Бот. журн. 1983. Т. 68, № 3. С. 281—286. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1596—1604. — *Возбуцкая А. Е.* Химия почвы. 2-е изд. М.: Высш. шк., 1964. 398 с. — *Еленевский Р. А.* Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936. 99 с. — *Классификация* сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР. М.: Изд-во ВНИИ кормов, 1976. 36 с. — *Куркин К. А.* Опыт экологической классификации лугов Барабинской лесостепи // Совещ. по классиф.

растительности (Ленинград, октябрь 1971 г.): Тез. докл. Л.: Наука, 1971. С. 47—49. — *Куркин К. А.* Мелиоративная типизация земель Приокской поймы, пути их первичного освоения и сельскохозяйственного использования // Осушение и освоение земель. Мещерская зональная опытно-мелиоративная станция. М.: Моск. рабочий, 1972. С. 195—219. — *Куркин К. А.* Опыт экологической классификации растительности пойменных лугов. Обоснование ландшафтно-экологических классификаций (по частям поймы) // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 12. С. 1605—1616. — *Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В.* Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8. С. 1023—1034. — *Куркин К. А., Панферов Н. В.* Пойменное луговодство: состояние, проблемы, пути развития // Кормопроизводство. 1987. № 6. С. 20—24. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Градиентный анализ растительности // Успехи соврем. биологии. 1983. Т. 95, вып. 2. С. 304—317. — *Петрова И. Ф.* Использование градиентного анализа при изучении полидоминантных сообществ // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1984, № 4. С. 90—97. — *Работнов Т. А.* Экология луговых трав. М.: Изд-во МГУ, 1985. 176 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Соболев Л. Н.* Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе: Илим, 1978. 112 с. — *Шаталов В. Г.* Лесоводственные основы ведения хозяйства в пойменных лесах бассейна реки Дон: Автореф. дис. . . . д-ра с.-х. наук. М., 1986. 33 с. — *Швергунова Л. В., Горяинова И. Н., Микляева И. М., Михайлова Г. А.* О разном понимании методики Браун-Бланке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91, вып. 6. С. 66—76. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шилов М., Комарова Л.* Методика комплексного экологического исследования лугов (типологическое исследование). Иваново: Изд-во Иванов. ун-та, 1977. 62 с. — *Ellenberg H.* Bodenreaktion (einschlisslich Kalkfrage) // Handb. Pflanzenphysiol. Berlin. Springer, 1958. Bd 4. S. 638—708.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов.

Получено 9 X 1987.

УДК 539.22 : 581.9 (571.511)

Бот. журн., т. 74, № 3

Е. А. Карпухина

ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ФЛОРЫ СРЕДНЕЙ ЧАСТИ БАССЕЙНА Р. НЮДЫ-АДЛЮР-ЕПОКО (СЕВЕРО-ЗАПАД ТАЗОВСКОГО ПОЛУОСТРОВА)

E. A. KARPUKHINA. ECOTOPOLOGICAL STRUCTURE OF THE FLORA FROM THE MIDDLE PART OF THE NYUDI-ADLYUR-EPOKO RIVER BASIN (THE NORTH-WEST OF THE TAZOVSKY PENINSULA)

В районе исследования выделено 24 типа местообитаний, отличающихся друг от друга по экологическим и ценотическим характеристикам. На основе сопоставления парциальных флор по видовому составу все выделенные типы местообитаний разделены на группы, отражающие экотопологическую структуру флоры данного ландшафта. Парциальные флоры сравниваются также по составу географических элементов и экобиоморфным спектрам.

Флористические исследования проводили летом 1983 г. в окрестностях стационара Игарской мерзлотной станции. Была описана конкретная флора, насчитывающая 129 видов сосудистых растений (Карпухина, 1988). Существенной частью флористических исследований явилась работа по выявлению характера распределения растений по типам местообитаний по методике А. В. Галанина (1977, 1979, 1980). На основе визуальных наблюдений в районе исследования было выделено 24 типа местообитаний, отличающихся друг от друга по положению в рельефе, характеру почв, увлажнению, набору видов и их соотношению, определяющему облик растительности.

Выделены следующие местообитания: 1) кустарничково-лишайниковые тундры; 2) крупнобугорковатые ерниково-мохово-лишайниковые тундры в небольших понижениях; 3) кочкарные кустарничково-мохово-лишайниковые тундры в небольших понижениях; 4) пушицево-осоково-печеночниковые болота в понижениях на пологих склонах речных террас; 5) кустарничково-сфагновые болотца в основании балок и оврагов; 6) комплексные плоскобугристые болота (заболоченные тундры) в небольших понижениях; 7) ерники морошково-сфагновые в нижних частях пологих склонов балок на спусках к водотокам и на торфяных довольно высоких (30—40 см) берегах озер; 8) кустарничково-сфагновые сообщества на низких плоских берегах озер; для местообитаний 1—8 характерны тундровые торфяно- или торфянисто-глеевые песчаные почвы (названия почв даны по Е. Н. Ивановой, 1962); 9) осоково-моховые сырые ивняки вдоль русел ручьев или временных водотоков в балках; 10) пушицево-осоковые луговины на песчаных наносах вдоль русел временных водотоков от снежников по днищам оврагов; 11) песчаные наносы вдоль русел рек со злаками, осокой водяной и пушицей; 12) прибрежноводная растительность вокруг зарастающих озер; 13) мелкоосоково-пушицевые болота на плоских берегах озер и на местах заросших озер; 14) осоковые и осоково-сабельниковые болота вокруг зарастающих озер по днищам балок (почвы местообитаний 12—14 торфянисто- или торфяно-глеевые песчаные); 15) сухие речные террасы и пологие береговые склоны с лишайниковыми тундрами на неразвитых песчаных почвах; 16) пятнистые тундры на перегибах береговых склонов на песчаных скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых почвах; 17) участки лиственничных редколесий на верхних частях береговых склонов на песчаных скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых почвах; 18) кустарничковые тундры в верхних частях задернованных песчаных береговых склонов и склонов балок на неразвитых песчаных почвах; 19) крутые осыпающиеся склоны оврагов и береговые склоны с луговинами на песчаных неразвитых почвах; 20) ольховники на крутых высоких и песчаных береговых склонах преимущественно южной экспозиции на скрытоподзолистых иллювиально-гумусовых песчаных почвах; 21) ерники разнотравно-моховые и разнотравно-мохово-лишайниковые в нижних и средних частях пологих склонов и береговых склонов на иллювиально-гумусовых слабооподзоленных песчаных почвах; 22) ерники можжевеловые на береговых склонах на иллювиально-гумусовых слабооподзоленных песчаных почвах; 23) пойменные ивняки с изреженным травяно-мохово-лишайниковым покровом на наиболее сухих летом участках в поймах рек, для которых характерно длительное воздействие текучих вод весной (почвы аллювиально-дерново-глеевые); 24) пойменные ивняки разнотравно-луговые на пологих относительно более влажных летом участках в поймах рек со сплошным травяно-мохово-лишайниковым покровом на аллювиально-дерново-глеевых песчаных почвах.

Для характеристики местообитания составлены 250 геоботанических описаний так, что на каждый тип местообитаний приходится 5—15 описаний. Для каждого типа местообитаний составлен полный флористический список и отдельно список более или менее константных видов с константностью выше 20 % (II—V классы константности). С целью установления степени флористического сходства было проведено сравнение всех флористических списков по схеме «каждый с каждым» с помощью меры сходства Жаккара (табл. 1). На основе полученных данных все выделенные типы местообитаний могут быть разделены на группы и классы, отражающие экотопологическую структуру флоры.

Экотопологическая структура флоры в условиях исследуемого района может быть представлена следующим образом.

I. Группа парциальных флор (термин «парциальная флора» — ПФ — употребляется в соответствии с определением Б. А. Юрцева, 1982) класса сырых местообитаний междуречий и речных пойм распадается на 4 подгруппы: Ia — ПФ сырых тундр, плоскобугристых болот (заболоченных тундр), кустарничково-

ТАБЛИЦА 1

Комбинированная матрица сходства флор местообитаний различных типов

Относительное сходство (коэффициент Жаккара)

№ ПФ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
1		52	59	48	41	48	42	39	18	9	4	3	20	26	18	24	7	20	15	9	19	14	17	11
2	13		48	50	43	41	44	41	23	15	7	13	25	26	16	17	7	15	17	10	19	9	20	24
3	13	6		65	44	52	36	42	17	8	0	3	19	26	14	19	10	13	11	8	16	13	18	17
4	14	14	14		71	65	62	51	24	12	8	6	27	31	16	22	9	18	14	8	20	15	19	20
5	12	13	11	17		52	66	50	23	7	8	3	21	21	21	25	9	18	17	8	26	18	18	24
6	13	13	13	17	14		47	51	22	11	7	12	46	44	18	24	11	17	13	7	17	17	16	19
7	13	15	12	18	18	17		54	30	9	6	8	25	33	19	21	8	16	18	9	23	13	22	24
8	14	16	15	19	18	19	20		30	16	5	9	26	35	17	15	7	15	14	8	22	15	31	30
9	7	8	5	8	8	8	12	14		26	10	7	26	31	5	3	2	5	10	6	15	11	22	18
10	3	4	2	3	2	3	3	6	4		36	22	24	25	0	0	0	0	3	0	4	6	13	19
11	1	2	0	2	2	2	3	2	2	4		17	11	13	0	4	6	7	7	4	6	7	6	9
12	1	4	1	2	1	4	3	5	2	5	4		23	38	0	0	0	3	2	0	0	0	4	7
13	5	8	4	7	6	11	8	10	4	3	2	5		50	2	3	0	6	5	0	3	6	12	8
14	9	10	8	11	9	14	15	17	9	6	4	11	12		2	2	0	6	5	0	7	6	17	17
15	6	6	6	7	9	7	8	7	3	0	1	0	1	1		58	36	49	41	16	38	25	19	25
16	6	5	6	7	8	6	6	7	2	0	1	0	1	1	19		31	52	26	8	27	22	20	13
17	3	3	4	4	4	3	6	4	2	0	2	0	0	0	15	12		44	40	21	35	41	25	22
18	6	5	5	7	8	6	8	8	4	2	3	1	2	4	17	16	16		30	15	33	29	25	23
19	8	10	7	9	10	7	12	12	8	2	4	1	3	4	24	17	23	20		19	52	37	41	35
20	3	4	3	3	4	3	5	7	5	2	2	0	0	2	7	4	8	6	12		28	35	16	18
21	10	10	9	11	14	11	15	16	9	3	4	0	2	6	22	16	20	19	33	16		47	38	52
22	5	5	5	6	7	6	6	8	4	3	2	0	2	3	10	9	14	11	21	12	23		30	33
23	8	12	9	9	9	11	11	17	10	6	3	2	6	11	15	11	14	14	30	10	26	14		38
24	9	14	9	12	13	11	15	18	10	6	5	4	4	10	16	11	14	16	17	13	30	19	26	
Число видов	17	22	18	20	21	23	27	36	16	8	7	14	13	26	30	19	27	26	53	21	47	25	44	51
Группа ПФ	Ia (49 видов)								Iг	Iв (11 видов)		Iб (27 видов)			IIa (46 видов)				IIб (92 вида)					

Абсолютное сходство (число общих видов)

сфагновых сообществ на плоских междуречьях на тундровых торфяно- или торфянисто-глеевых песчаных почвах — ПФ типов местообитаний 1—8; Iб — ПФ осоковых болот вокруг зарастающих озер на торфянисто- или торфяно-глеевых песчаных почвах включает типы местообитаний 12—14; Iв — ПФ пушицево-осоковых изреженных сообществ на песчаных наносах вдоль русел постоянных и временных водотоков — ПФ местообитаний 10—11; Iг — ПФ представлена единственной ПФ осоково-моховых сырых ивняков вдоль русел ручьев или временных водотоков — тип местообитания 9.

ПФ 10—12-го типов местообитаний занимают относительно независимое положение в I классе и отнесены к этой группе ввиду того, что коэффициенты флористического сходства, рассчитанные для этих типов местообитаний и других местообитаний I класса, хотя и невысоки, но все же больше, чем аналогичные коэффициенты, показывающие меру сходства флористических списков 10—12-го типов местообитаний и типов местообитаний II класса. ПФ местообитаний 9 тоже занимает относительно независимое положение в I группе. Флористический состав осоковых ивняков имеет наибольшее значение коэффициента флористического сходства, с одной стороны, с осоковыми болотами, с другой — с пойменными относительно сухими ивняками. Поэтому можно говорить о промежуточном положении ПФ типа местообитаний 9 между двумя классами.

Относительно низкие значения коэффициента флористического сходства, подсчитанного для флористических списков местообитаний 9—12, объясняются

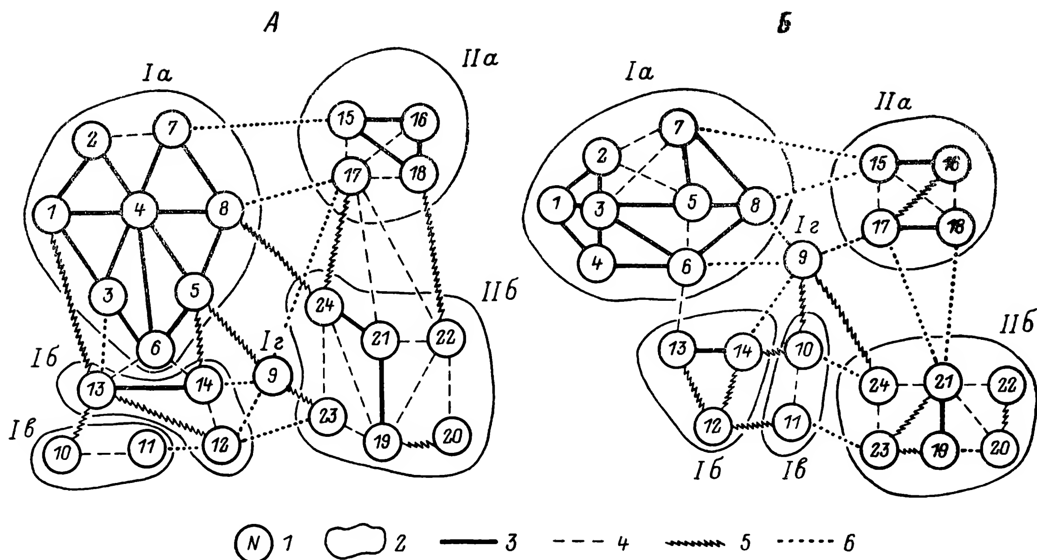


Рис. 1. Схема экотопологической структуры флоры.

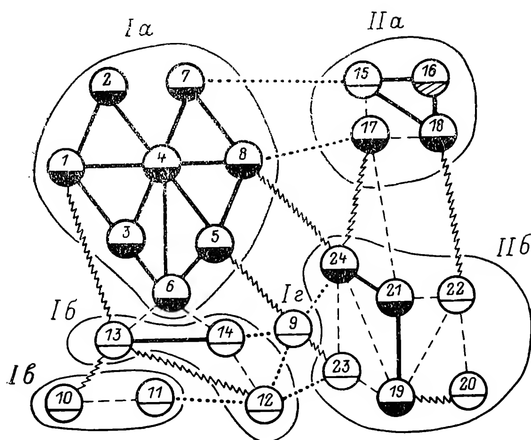
А — для всех видов, *Б* — для константных видов. *1* — тип местообитаний и соответствующая ему ПФ; *2* — граница групп местообитаний. Степень флористического сходства, %: *3* — более 50; *4* — 50—35; *5* — 34—20; *6* — менее 20. I, II — обозначение местообитаний данного класса; *а—г* — обозначение местообитаний данной группы.

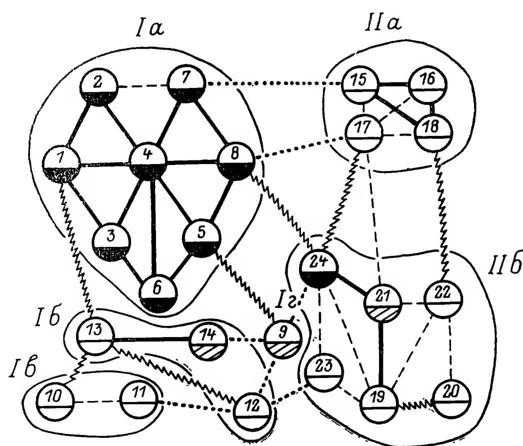
тем, что сообщества, приуроченные к этим местообитаниям, флористически менее богаты, чем другие сообщества обоих классов, что снижает значение коэффициента Жаккара.

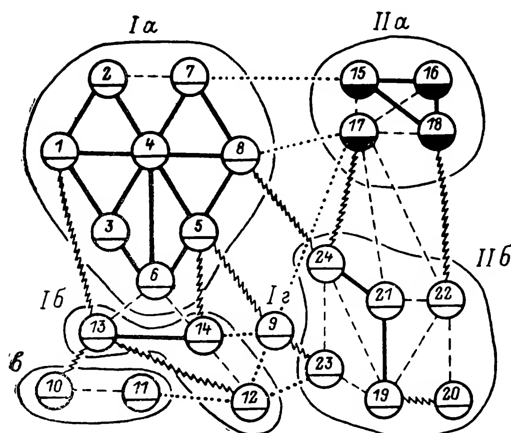
Для проверки правильности включения ПФ 9—12 местообитаний в I группу нами были подсчитаны меры включения (Юрцев, Семкин, 1980). Расчет мер включения показал максимальные значения для включения ПФ 9-го местообитания в ПФ 7, 8, 14 (75, 81 и 68 % соответственно), что свидетельствует о правильности отнесения ПФ 9-го местообитания к I группе. При подсчете мер включения ПФ 9-го местообитания в ПФ II группы самые высокие значения (51 %) были получены для ПФ 23-го и 24-го типов местообитаний. ПФ местообитаний 10—12 показали наиболее полное включение в ПФ 14-го местообитания, т. е. осоковых и осоково-сабельниковых болот вокруг зарастающих озер и по днищам балок (87, 57 и 70 % соответственно). Близки друг к другу при расчете мер включения оказались и ПФ 10-го и 11-го типов местообитаний (включение 50 и 75 %). Таким образом, подсчет мер включения подтвердил правильность отнесения ПФ 10—12 местообитаний к I группе.

II группа ПФ класса сухих местообитаний речных террас, берегов рек, склонов балок и оврагов на глубоко оттаивающих песчаных почвах включает две подгруппы парциальных флор. IIа подгруппа ПФ сухих местообитаний, речных террас, верхних частей песчаных склонов с высоким покрытием лишайников включает ПФ 15—18-го типов местообитаний. IIб подгруппа кустарниковых сообществ по берегам рек, склонам оврагов и балок объединяет ПФ 19—24-го типов местообитаний. Полученная экотопологическая структура флоры ландшафтов графически изображена на рис. 1 (для всех отмеченных видов) и на рис. 2 (для константных видов).

Исследование экотопологической структуры флоры позволяет более объективно подойти к определению величины экологической амплитуды видов (Галанин, 1977) — одной из основных составляющих их активности (в понимании Юрцева, 1968) в пределах ландшафта. Активность вида выражает степень пре-







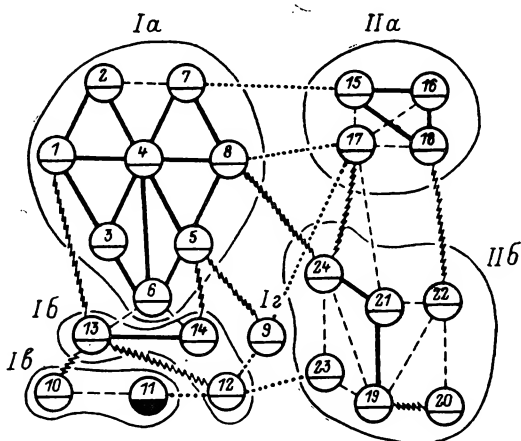




Рис. 2. Эколого-ценотические ареалы видов с разной широтой экологической амплитуды.

а — *Vaccinium vitis-idaea* (эвритопный вид); *б* — *Rubus chamaemorus* (гемиэвритопный вид); *в* — *Tofieldia coccinea* (гемистенотопный вид); *г* — *Menyanthes trifoliata* (стенотопный вид). Парциальная активность видов: *1* — вид активен (регулярно встречается при значительном обилии); *2* — вид малоактивен (встречается спорадически при незначительном обилии); *3* — вид в местообитаниях данного типа не встречается. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

успевания вида в данных ландшафтно-климатических условиях и она тем выше, чем повсеместнее и равномернее распределены внутри данного ландшафта основные типы местообитаний данного вида, чем постояннее встречается вид в данном типе местообитаний, чем шире его экологическая амплитуда (Юрцев, 1968). Более точным показателем величины экологической амплитуды является не число типов местообитаний, в которых вид встречается, а число освоенных им классов и групп местообитаний (Галанин, 1977).

Исходя из критериев оценки экологической амплитуды видов, предложенных в работах Юрцева (1968), с количественными уточнениями Галанина (1977),

мы составили шкалу применительно к полученной для исследуемого района экотопологической структуре флоры.

Так, вид, встречающийся в 1—2 типах местообитаний, близких по флористическому составу и принадлежащих к одной группе и классу местообитаний, именуется стенотопным. Вид, встречающийся в большинстве типов местообитаний одной группы и, возможно, но не обязательно, в 1—2 типах местообитаний другой группы того же класса, назван гемистенотопным. Вид, встречающийся в большинстве типов местообитаний одного класса и, возможно, но не обязательно, в 1—2 типах местообитаний другого класса, считается гемиэвритопным, а вид, встречающийся в большинстве типов местообитаний обоих классов, — эвритопным.

Для наглядного изображения эколого-ценотических ареалов видов, сравнения распределения отдельных видов был использован метод графов (Галанин, 1977) (рис. 2).

На рис. 2а в качестве примера показано распространение эвритопного вида *Vaccinium vitis-idaea* L., встречающегося в большинстве типов местообитаний обоих классов. Вид не отмечен в местообитаниях 9—14, т. е. на сильнообводненных участках — осоковых болотах, в осоковых ивняках и на песчаных наносах вдоль рек. На рис. 2б показано распространение гемиэвритопного вида *Rubus chamaemorus* L. Центр его распределения приходится на группу Ia, хотя при меньшем обилии и менее регулярно этот вид встречается и в других группах местообитаний I класса, а также во II классе в группе IIб. Таким образом, этот вид имеет экологический оптимум в сырых тундрах и разнообразных кустарничково-сфагновых сообществах.

Гемистенотопный вид *Tofieldia coccinea* Richards. (рис. 2в) приурочен к сухим местообитаниям группы IIa — сообществам с большим участием лишайников.

Menyanthes trifoliata L. — стенотопный вид (рис. 2г), приуроченный к группе местообитаний Iб — сильнообводненным местообитаниям, крупноосоково-сабельниковым болотам и к полосе прибрежно-водной растительности озер.

Всего в изучаемой флоре представлены 6 (4.6 %) видов эвритопных (*Salix glauca* L., *Betula nana* L., *Carex arctisibirica* (Jurtz.) Czer., *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd ex Steud., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.), 27 (20.8 %) гемиэвритопных (такие, как *Equisetum pratense* Ehrh., *Hierochloë alpina* (Sw.) Roem. et Schult., *Empetrum hermaphroditum* Hagerup, *Andromeda polifolia* L.), 43 (33.1 %) гемистенотопных (например, *Luzula confusa* Lindeb., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Salix lanata* L., *Ranunculus pallasii* Schlecht.) и 54 (41.5 %) стенотопных (например, *Betula tortuosa* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Thymus reverdattoanus* Serg. s. str., *Polemonium caeruleum* L.).

Большой интерес для выявления особенностей флоры, ее места в типологии арктических флор имеет определение соотношения групп активности и широтных географических групп (рис. 3).

Так, среди эвритопных видов преобладают гипоарктические, есть арктические, а бореальные отсутствуют. Если брать в целом активное ядро флоры, т. е. эвритопные и гемиэвритопные виды, то окажется, что на бореальную фракцию (бореальные и гипоарктические виды) приходится 67 % всех видов, что характерно для гипоарктических флор. Повышенная активность гипоарктических видов, большое число бореальных, значительная часть которых не входит в активное ядро флоры, в сочетании с данными, полученными в результате анализа систематической структуры флоры, подтверждает отнесение изученной флоры к группе гипоарктических флор.

Проведенный нами анализ распределения широтных групп по выделенным группам местообитаний показал, что гипоарктические виды играют наибольшую роль в плакорных сообществах, а виды арктической фракции и бореальные тяготеют к неплакорным сообществам. При этом во всех выделенных группах и ти-

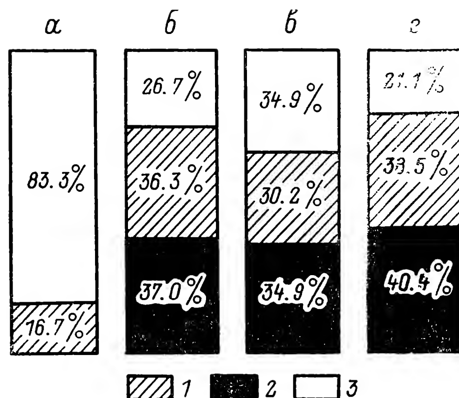


Рис. 3. Соотношение широтных географических групп и групп активности.

а — эвритопные виды (6); *б* — гемиэвритопные виды (27); *в* — гемистенотопные виды (43); *г* — стенотопные виды (52). Широтные географические группы: *1* — арктическая, *2* — гипоарктическая, *3* — бореальная.

пах местообитаний присутствуют в значительном количестве представители всех широтных групп.

Среди долготных групп преобладают циркумполярные виды. Ценотическая роль циркумполярных видов и других видов с широким распространением выше, чем у большинства европейских и сибирских, о чем свидетельствует проведенный анализ активного ядра флоры.

Мы рассмотрели соотношение между основными жизненными формами в группах видов с различной экологической амплитудой (табл. 2). В группе видов с широкой экологической амплитудой доля кустарников и кустарничков, а также длиннокорневищных трав больше, чем во флоре в целом. Для группы видов с узкой экологической амплитудой характерна повышенная роль коротко-

ТАБЛИЦА 2

Соотношение жизненных форм в изучаемой флоре в целом и в группах видов с различной широтой экологической амплитуды, %

Жизненная форма	Вся флора	Стенотопные и гемистенотопные виды	Гемиэвритопные и эвритопные виды
Деревья	0.6 (1)	1 (1)	—
Кустарники	8.5 (11)	8.2 (8)	9.1 (3)
Кустарнички	11.5 (15)	8.2 (8)	21.2 (7)
Травянистые поликарпики			
собственно стержнекорневые	9.3 (12)	10.3 (10)	6.1 (2)
стелющиеся	1.5 (2)	2.1 (2)	—
корнеотпрысковые	1.5 (2)	2.1 (2)	—
длиннокорневищно-стержнекорневые	1.5 (2)	1 (1)	3.0 (1)
Всего стержнекорневых	13.8 (18)	15.5 (15)	9.1 (3)
длиннокорневищные	33.8 (44)	31 (30)	42.4 (14)
ползучие	4.6 (6)	6.2 (6)	—
столонообразующие	0.8 (1)	1 (1)	—
короткокорневищные рыхлодерновые	4.6 (6)	5.2 (5)	3.0 (1)
кистекорневые	14.7 (19)	17.6 (17)	6.1 (2)
корневищно-клубневые	1.5 (2)	1 (1)	3.0 (1)
Всего короткокорневищных	20.8 (27)	23.7 (23)	12.1 (4)
плотнодерновинные	4.6 (6)	4.1 (4)	6.1 (2)
сапрофиты	9.8 (1)	1 (1)	—
Всего травянистых растений	79.2 (103)	82 (80)	69.7 (33)

Примечание. Цифры в скобках здесь и в других таблицах обозначают число видов. Корнеотпрысковые и длиннокорневищно-стержнекорневые виды включены в группу стержнекорневых.

ТАБЛИЦА 3

Процентное соотношение укрупненных групп жизненных форм в различных условиях местообитания

Жизненная форма	Вся флора	Группа местообитания					
		Iа	Iб	Iв	Iг	IIа	IIб
Деревья	0.8 (1)	—	—	—	—	2.2 (1)	—
Кустарники	8.5 (1)	6.1 (3)	14.8 (4)	9.1 (1)	18.8 (3)	6.6 (3)	10.2 (10)
Кустарнички	11.5 (15)	24.5 (12)	11.1 (3)	—	18.8 (3)	19.6 (9)	12.0 (11)
Поликарпические травы (всего)	79.2 (103)	69.4 (34)	74.1 (20)	90.9 (10)	—	71.7 (33)	77.1 (71)
В том числе:							
стержнекорневые	13.8 (18)	4.1 (2)	—	—	—	21.8 (10)	13.0 (12)
длиннокорневищные	33.8 (44)	49.0 (24)	66.7 (18)	90.9 (10)	56.2 (9)	30.2 (14)	38.0 (35)
короткокорневищные	20.8 (27)	12.2 (6)	—	—	6.2 (1)	13.0 (6)	22.8 (21)
плотнодерновинные	4.6 (6)	4.1 (2)	7.4 (2)	—	—	6.5 (3)	3.3 (8)
сапрофиты	0.8 (1)	—	—	—	—	—	—

Примечание. Номера групп соответствуют таковым в описании экотопологической структуры флоры; цифры в скобках обозначают число видов.

корневищных и стержнекорневых трав, т. е. растений вегетативно неподвижных или слабоподвижных. Преобладание сильно вегетативноподвижных длиннокорневищных трав среди гемиэвритопных и эвритопных видов характерно для гипоарктических флор (Полозова, 1981). В тундрах распределение некоторых жизненных форм является чутким индикатором мезо- и микроклиматических условий конкретных экотопов (Юрцев, 1976). Данные табл. 3 показывают соотношение укрупненных (по Полозовой, 1981) групп жизненных форм в различных группах местообитаний.

При сравнении спектров жизненных форм, характеризующих различные группы местообитаний, выявлена повышенная роль кустарничков в плакорных тундровых сообществах, кустарники приурочены в основном к поймам и склонам оврагов и балок. Стержнекорневых и короткокорневищных трав больше всего на песчаных почвах сухих местообитаний со слабо развитым моховым покровом. Доля длиннокорневищных трав, наоборот, выше в сильноувлажненных местообитаниях с высоким уровнем вечной мерзлоты, торфяным горизонтом в почве и высоким покрытием мхов, мешающих развитию стержнекорневых и короткокорневищных трав, не успевающих нарастать с той же скоростью, с какой нарастает моховой покров.

Автор благодарит С. А. Баландина и Е. Г. Бызову за оказанную помощь.

ЛИТЕРАТУРА

Галанин А. В. Анализ распределения растений по типам местообитаний (на примере равнинно-горного ландшафта среднего течения р. Рау-Чуа, Западная Чукотка) // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 8. С. 1079—1100. — *Галанин А. В.* Экотопологическая структура флоры хребта Куркуре (Восточный Алтай) // Бот. журн. 1979. Т. 64, № 10. С. 1401—1414. — *Галанин А. В.* Флора и растительность Усть-Чаунского биологического стационара // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 9. С. 1174—1187. — *Иванова Е. И.* Некоторые закономерности строения почвенного покрова в тундре и лесотундре побережья Обской губы // О почвах Урала, Западной и Центральной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 49—116. — *Карпухина Е. А.* Флора среднего течения р. Нюды-Адлюр-Епоко (Тазовский полуостров) // Бот. журн. 1988. Т. 73, № 11. С. 1559—1565. — *Полозова Т. Г.* Жизненные формы сосудистых растений в различных подзонах Таймырской тундры // Жизненные формы, структура, спектры, эволюция. М.: Наука, 1981. С. 265—280. — *Юрцев Б. А.* Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л.: Наука, 1968. 235 с. — *Юрцев Б. А.* Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии расте-

ний. М.: Наука, 1976. С. 9—44. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 4. С. 3—23. — *Юрцев Б. А., Семкин Б. И.* Изучение конкретных парциальных флор с помощью математических методов // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 12. С. 1706—1718.

Московский государственный университет. Получено 9 VI 1987.

УДК 582.32 (470.24) Бот. журн., т. 74, № 3

К. О. Коротков, О. В. Морозова

БРИОФЛОРА ВАЛДАЙСКОГО ЛЕСНИЧЕСТВА (НОВГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

K. O. KOROTKOV, O. V. MOROZOVA. BRYOFLORA OF THE VALDAY FORESTRY (THE NOVGOROD REGION)

Приведен список видов мхов лесничества, насчитывающий 19 видов печеночников, 15 сфагновых и 92 вида зеленых мхов, с указанием для каждого вида географических элементов, жизненной формы и экологической группы. Анализ спектров бриофлоры лесных синтаксонов выявил четкую дифференциацию лишь по экологическим группам как на уровне ассоциаций, так и на уровне классов растительности флористической классификации. Большинство видов обладает узким фитоценотическим ареалом и может играть важную роль при классификации лесов.

Анализ региональной флоры — один из стандартных приемов флориста, занимающегося высшими растениями. Однако у бриологов подобный подход еще не вошел в повседневную практику, что связано не в последнюю очередь с малым числом бриологов и недооценкой индикационной и фитоценотической роли мхов. Как следствие, анализ бриофлоры тормозится слабой разработанностью систем географических элементов, жизненных форм, недостаточным объемом знаний об аутэкологии отдельных видов.

В данной статье предпринята попытка применить многие принципы, используемые для анализа флоры высших растений, к исследованию локальной бриофлоры Валдайского лесничества в Новгородской области. Это издревле сильно облесенный и относительно малонарушенный человеком район в северной части Валдайской возвышенности — оробореальный островок внутри гемибореальной зоны (Ahti et al., 1968). Подробное описание природных условий опубликовано ранее (Ватковский и др., 1974; Экология и продуктивность. . ., 1980). Ниже приведен список видов мхов, обнаруженных на территории лесничества в 1975—1986 гг. Наиболее полно были обследованы леса (Коротков, 1986). Наименования видов и таксономия соответствуют одному из следующих источников: А. Л. Абрамова с соавторами (1961), J. Landwehr, J. Barkman (1966), В. М. Мельничук (1970), Р. Н. Шляков (1979—1982), A. Sjödin (1980), H. Crum, L. Anderson (1981) (за исключением случаев, оговоренных особо). Для анализа бриофлоры использованы литературные данные по распространению конкретных видов мхов (Sjödin, 1980; Düll, 1983—1985), представленные в виде формул географических элементов, принятых для высших сосудистых растений (Meüsel et al., 1965). Формулы (недостаток сведений по хорологии мхов сказался на виде некоторых из них) помещены в списке сразу за видовыми названиями; в большинстве случае они оригинальны. То же в значительной степени относится и к жизненным формам (римские цифры в списке), для дифференциации которых использована одна из систем (Magdefrau, 1982). Данные по аутэкологии мхов оказалось возможным уложить в систему Элленберга—Ландольта (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). Формулы экологических групп (араб-

ские цифры, обозначающие отношение к влажности, pH и освещенности)[1] приводятся в списке после жизненных форм.

Авторы глубоко признательны Е. А. Андреевой, М. С. Боч, Л. Р. Каннукене, Л. Р. Лаасимер, З. Я. Слуке за помощь в определении мхов.

В основной список вошли широко распространенные и относительно часто встречающиеся в лесничестве виды. Единичные находки редких видов оговорены отдельно.

В списке использованы следующие условные обозначения (помещены в скобках после видовых названий).

Г е о г р а ф и ч е с к и е   э л е м е н т ы. Флористические зоны области и пояса в Голарктике: arct — арктическая, b — бореальная, temp — умеренная, trop — тропическая, sm — субмеридиональная, m — меридиональная, antarct — антарктическая, austr — южная; mo — горный пояс, Cp — циркумполярный, Eu-Sib — евросибирский, Eu-Am — евроамериканский сегмент; Cm — космополит.

Ж и з н е н н ы е   ф о р м ы. I — однолетники, II — короткодерновинные мхи, III — длиннодерновинные, IV — подушки, V — войлокообразные, VI — коврики, VII — вееровидные мхи, VIII — древовидные.

Э к о л о г и ч е с к и е   г р у п п ы. По отношению к влажности почвы: *1* — на очень сухих почвах; *2* — на сухих почвах, избегают влажных и очень сухих; *3* — на почвах от средней сухости до влажных; *4* — на влажных почвах до очень влажных; *5* — в воде.

По отношению к кислотности почвы: *1* — на очень кислых почвах (pH $<$ $<$ 4.5); *2* — на кислых (pH=3.5—5.5); *3* — на слабокислых почвах, иногда на нейтральных и слабощелочных (pH=4.5—7.5); *4* — на нейтральных и щелочных почвах (pH=5.5—8.0); x — на почвах широкого диапазона и кислотности, часто избегают средних вариантов.

По отношению к освещенности: *1* — виды сильно затененных местообитаний (менее 3 % от полной освещенности), *2* — тенелюбивые (в среднем при 10 % от полной освещенности), *3* — полутенелюбивые, *4* — полусветовые.

Hepaticae

M a r c h a n t i a c e a e. *Marchantia polymorpha* L. (Cm; V).

C o n o c e p h a l a c e a e. *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (trop—arct Cp; V).

L o p h o z i a c e a e. *Barbilophozia barbata* (Schreb.) Loeske (sm/mo—b Cp; V), *Barbilophozia lycopodioides* (Wallr.) Loeske (antarct+m/mo-arct Eu-Am; V), *L. ventricosa* (Dicks.) Dum. (m/mo-arct Cp; V), *Plagiochila asplenioides* (L.) Dum. (temp/mo-arct Cp; III; 322).

P t i l i d i a c e a e. *Blepharostoma trichophyllum* (L.) Dum. (sm/mo-arct Cp; V), *Ptilidium pulcherrimum* (Web.) Hampe (temp-arct Cp; VI; 32—).

H a r p a n t h a c e a e. *Chiloscyphus polyanthos* (L.) Corda (m/mo-arct Cp; V), *Lophocolea bidentata* (L.) Dum. (temp-b Eu-Am; V), *L. heterophylla* (Schrad.) Dum. (temp-b Cp; V).

C e p h a l o z i a c e a e. *Cephalozia pleniceps* (Aust.) Lindb. (temp-b-(arct) Cp; V; 43—), *Odontoschisma elongatum* (Lindb.) Evans (temp-b Cp; V; 43—).

C a l y p o g e i a c e a e. *Calypogeia trichomanis* (L.) Corda (temp—b—(arct) Cp; V; 32—).

L e p i d o z i a c e a e. *Bazzania trilobata* (L.) S. Gray (sm/mo-b Cp; VI; 421), *Lepidozia reptans* (L.) Dum. (m-b Cp; VI; 312).

R a d u l a c e a e. *Radula complanata* (L.) Dum. (m/mo-b Cp; V).

M e t z g e r i a c e a e. *Riccardia palmata* (Hedw.) Carruth. (m/mo-b Cp; V; 32—).

[1] Для ряда видов не приводятся из-за недостатка данных. Прочерк в формуле экогрупп указывает на отсутствие конкретных сведений по данному фактору.

Sphagnidae

Sphagnaceae. *Sphagnum centrale* C. Jens. (sm-arct Cp; 423), *S. magellanicum* Brid. (m-arct Cp; 414), *S. squarrosum* Crome (m/mo-arct Cp; 422), *S. wulfianum* Girg. (sm/mo-b Cp; 412), *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr. (sm-arct Cp; 414), *S. girgensohnii* Russ. (m/mo-arct Cp; 422), *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw. (=*S. nemoreum* Scop. 1772 nom. dub. — Flatberg, 1983) (sm/mo-arct Cp; 413), *S. russowii* Warnst. (sm/mo-arct Cp; 412), *S. warnstorfii* Russ. (sm-arct Cp; 414), *S. angustifolium* (Russ.) C. Jens. (m/mo-arct Cp; 414), *S. balticum* (Russ.) C. Jens. (sm/mo—arct Cp; 414), *S. fallax* (Klinggr.) Klinggr. em Isov. (sm-arct Cp; 414), *S. flexuosum* Dozy et Molk. (sm-b Cp; 424), *S. majus* (Russ.) C. Jens. (sm-arct Cp), *S. obtusum* Warnst. (sm/mo-arct Cp; 424) (все виды р. *Sphagnum* относятся к группе длиннодерновинных мхов — III).

Bryidae

Tetraphidaceae. *Tetraphis pellucida* Hedw. (sm-b Cp; II; 414).

Polytrichaceae. *Atrichum undulatum* (Hedw.) P. B. (m-b Cp; III; 432), *Polytrichum commune* Hedw. (m-arct; III; 413), *P. gracile* Sm. (sm-arct Cp; III; 331), *P. juniperinum* Hedw. (m—arct Cp; III; 323), *P. piliferum* Hedw. (m-arct Cp; III; 114), *P. strictum* Sm.[2] (m-arct Cp; III; 413).

Buxbaumiaceae. *Buxbaumia aphylla* Hedw. (sm-b Cp; I; 214).

Fissidentaceae. *Fissidens osmundoides* Hedw. (sm-arct Cp; V; 432).

Ditrichaceae. *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid. (Cm; II; 234).

| *Dicranaceae.* *Dicranum rugosum* Brid. (sm-b Cp; III; 322), *D. scoparium* Hedw. (trop-arct Cp; III; 322), *Dicranella heteromalla* (Hedw.) Schimp. (m-b Cp; IV; 312), *Orthodicranum montanum* (Hedw.) Loeske (sm-b Cp; IV; 322).

Pottiaceae. *Syntrichia ruralis* (Hedw.) Brid. (m-arct Cp; II; 133).

Grimmiaceae. *Schistidium apocarpum* (Hedw.) B. S. G. (Cm; IV), *S. gracile* (Schleich.) Limpr. (Cm; IV).

Funariaceae. *Funaria hygrometrica* Hedw. (Cm; II).

Bryaceae. *Bryum capillare* Hedw. (Cm; II; 342), *B. pallens* Schwägr. (m-arct Cp; III; 4x2), *B. pseudotriquetrum* (Hedw.) Schwägr. (Cm; III; 433), *Pohlia nutans* (Hedw.) Lindb. (Cm; II; 312), *Mniobryum wahlenbergii* (Web. et Mohr) C. Jens. (Cm; III), *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr. (sm-arct Eu-Sib; VIII; 432).

Mniaceae. *Mnium affine* Bland. em. Tuom. (m-arct Cp; VII, VIII; 431), *M. cinclidioides* (Blytt) Hüb. (sm-arct Cp; VII, VIII; 433), *M. cuspidatum* Hedw. (sm-b Cp; VII, VIII; 431), *M. medium* B. S. G. (sm-b Cp; VII, VIII; 432), *M. punctatum* Hedw. (trop-arct Cp; VIII; 422), *M. rugicum* Laur. em. Tuom. (m-arct Cp; VII, VIII; 432), *M. seligeri* (Jur.) Limpr. (sm-b Cp; VII, VIII; 441).

Aulacomniaceae. *Aulacomnium palustre* (Hedw.) Schwägr. (Cm; III; 424).

Meesiaceae. *Meesia triquetra* (Hook. et Tayl.) Ångstr. (temp-arct Cp; III; 444), *Paludella squarrosa* (Hedw.) Brid. (sm/mo-arct Cp; III; 444).

Orthotrichaceae. *Orthotrichum speciosum* Nees (m-arct Cp; IV; 433).

Fontinaliaceae. *Fontinalis antipyretica* Hedw. (m-arct Cp; VII; 534).

Climaciaceae. *Climacium dendroides* Web. et Mohr (m-arct Cp; VIII; 433).

Neckeraceae. *Neckera pennata* Hedw. (m-temp Cp; VII).

Thuidiaceae. *Abietinella abietina* (Hedw.) C. Müll. (sm/mo-arct Cp; VI; 243), *Helodium blandowii* (Web. et Mohr) Warnst. (sm-arct Cp; VI), *Thuidium*

---

[2] Сохранена традиционная трактовка *P. strictum* как особого вида, несмотря на очень импонирующее авторам свидетельство о тождественности *P. strictum* и *P. juniperinum* (Аболинь, 1985).

delicatulum (Hedw.) Mitt. (m-arct Cp; VI), *T. recognitum* (Hedw.) Lindb. (m-arct Cp; VI; 324).

A m b l y s t e g i a c e a e. Amblystegiella subtilis (Hedw.) Loeske (sm-b Cp; V), *Amblystegium juratzkanum* Schimp. (sm-b Cp; VI), *A. serpens* (Hedw.) B. S. G. (Cm; VI; 432), *Calliergon cordifolium* (Hedw.) Kindb. (Cm; VI; 423), *C. giganteum* (Schimp.) Kindb. (temp-arct Cp; VI; 433), *C. stramineum* (Brid.) Kindb. (sm/mo-arct Cp; VI; 414), *Calliergonella cuspidata* (Hedw.) Loeske (Cm; VI; 433), *Campylium protensum* (Brid.) Kindb. (sm-arct Cp; III; 443), *C. stellatum* (Hedw.) Lange et C. Jens. (sm/mo-arct Cp; III; 443), *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) Mönk. (Cm; III; 444), *D. exannulatus* (B. S. G.) Warnst. (m-arct Cp; III; 434), *D. fluitans* (Hedw.) Warnst. (Cm; III; 414), *D. revolvens* (Sw.) Warnst. (sm/mo-arct Cp; III; 414), *D. vernicosus* (Mitt.) Warnst. (sm/mo-b Cp; III; 424), *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske (Cm; VI; 312), *Scorpidium scorpioides* (Hedw.) Limpr. (VII; 533).

B r a c h y t h e c i a c e a e. Brachythecium mildeanum Schimp. (sm/mo-b Eu-Sib; VI), *B. populeum* (Hedw.) B. S. G. (sm/mo-b Cp; VI; 332), *B. reflexum* (Starke) B. S. G. (m-arct Cp; VI; 3x—), *B. rutabulum* (Hedw.) B. S. G. (VI; 332), *B. salebrosum* (Web. et Mohr) B. S. G. (Cm; VI; 3x2), *B. starkei* (Brid.) B. S. G.[3] (sm-arct Cp; VI; 332), *B. velutinum* (Hedw.) B. S. G. (m-b Cp; VI; 3x2), *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout (m-arct Cp; VI; 432), *Eurhynchium swartzii* (Turn.) Curn. (VI), *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske (sm/mo-arct Cp; VI).

P l a g i o t h e c i a c e a e. Plagiothecium denticulatum (Hedw.) B. S. G. (Cm; V; 432), *P. laetum* B. S. G. (m-arct Cp; V; 311).

E n t o d o n t a c e a e. Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. (antarct-arct Cp; VI; 322).

H y p n a c e a e. Hypnum cupressiforme Hedw. (Cm; VI; 3x—), *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not (sm/mo-arct Cp; VI; 312), *Pylaisia polyantha* (Hedw.) B. S. G. (m-arct Cp; VI; 332).

R h y t i d i a c e a e. Rhytidiadelphus squarrosus (Hedw.) Warnst. (m/mo-arct Cp; III; 433), *R. triquetrus* (Hedw.) Warnst. (temp-arct Cp; III; 332).

H y l o c o m i a c e a e. Hylocomium splendens (Hedw.) B. S. G. (austr-arct Cp; VI; 322).

S e m a t o p h y l l a c e a e. Heterophyllum haldanianum (Grev.) Kindb. (sm-b Cp; VI).

Редкие виды.

Номера кварталов Валдайской дачи лесничества приведены по таксации 1983 г.

Mylia taylori (Hook.) Gray (*Lophoziaceae*) — 173 кв., сфагновый сосняк. 2 VIII 1980 г. (temp/mo—arct Cp).

Polytrichum formosum Hedw. (*Polytrichaceae*) — единичные экземпляры в 174 кв. в неморальном ельнике, на почве. VIII 1977 г. (sm-b Cp; III; 321).

Fissidens bryoides Hedw. (*Fissedentaceae*) — западный берег оз. Ужин, в богатом осиннике, на почве между корнями осины. 10 VIII 1981 г. (m-b Cp; V; 332).

Dicranum bonjeanii De Not (*Dicranaceae*) (определен З. А. Слукой) — 176 кв., сфагновый сосняк. VIII 1977 г. (sm-b Cp; III; 423).

Rhacomitrium canescens Brid. (*Grimmiaceae*) — 30-й км по шоссе на Боровичи, на опушке сухого сосняка. 23 VI 1983 г. (m-b Cp; IV; 234).

Rhacomitrium heterostichum (Hedw.) Brid. (*Grimmiaceae*) — надпойменная терраса р. Валдайки, богатый березняк, на камне. 28 VIII 1981 г. (m-b Cp; IV; 234).

Bryum argenteum Hedw. (Bryaceae) — 200 м северо-восточнее дер. Шуя, сухой луг. 27 VIII 1980 г. (Cm; II; 344).

---

[3] Все просмотренные образцы с Валдая принадлежат именно данному виду. Несколько странно, что здесь пока не обнаружен *B. oedipodium* (Mitt.) Jaeg. (*B. curtum* (Lindb.) J. Lange et C. Jens.) (Piippo, 1983).

Mnium stellare Hedw. (*Mniaceae*) — западный берег оз. Ужин, богатый осинник, на почве. 10 VIII 1981 г. (sm-b Cp; VI).

Mnium undulatum (L.) Hedw. (*Mniaceae*) — сероольшаник на озовой гряде между оз. Нелюшка и Защегорье. VIII — 1986 г. (VII, VIII).

Homalia trichomanoides B. S. G. (*Neckeraceae*) — 192 кв., богатый осинник, на стволе осины. 16 VIII 1980 г. (m-temp Cp; IV; 431).

Brachythecium rivulare (Bruch) B. S. G. (*Brachytheciaceae*) — восточный берег оз. Ужин, сероольшаник, на камне в ручье. VII 1980 г. (m-arct Cp; IV; 431).

Eurhynchium zetterstedtii Storm. (*Brachytheciaceae*) — заброшенный парк у дер. Небылицы, в смешанном широколиственном лесу, на почве. 26 VI 1983 г. (m-b Cp; VI; 331).

Entodon cladorrhizans (Hedw.) C. Müll. (*Entodontaceae*) — 5 км севернее дер. Брод, дубрава, на стволе дуба. 27 VI 1983 г. (sm-b Cp; VI).

Hypnum lindbergii Mitt. (*Hypnaceae*) — 192 кв., эвтрофное болото. 16 VIII 1980 г. (sm-arct Cp; VI; 413).

Cratoneurum commutatum (Hedw.) Roth (*Cratoneuraceae*) — истоки р. Ситенки, заболоченный луг с таволгой вязолистной. VIII 1981 г. (m/mo-b Cp; III; 443). Есть указание о нахождении на Валдае также *Tetraplodon mnioides* (Hedw.) Br. et Sch., *Leptobryum* sp., *Isopterigium* sp. (Тишков, 1979).

Таксономический спектр. В Валдайском лесничестве обнаружено 126 видов мхов, из них 19 видов печеночников, 15 — сфагновых и 92 вида зеленых мхов. Основные семейства по числу видов: *Amblystegiaceae* (16), *Brachytheciaceae* (12), *Mniaceae* (9), *Polytrichaceae* и *Bryaceae* (по 7), *Dicranaceae* (5). Три семейства содержат по 4 вида, одно — 3, пять семейств по 2 и одиннадцать по 1 виду (среди них *Pottiaceae*).

Распределение семейств по числу видов не отражает роли таксонов в сообществах. Ее можно оценить, используя данные по встречаемости таксономических групп в лесах и вычисляя участие той или иной группы по формуле Тюксена—Элленберга: $D = G \times S$. G — величина участия группы видов относительно всех видов флоры, S — постоянство группы. $G = \Sigma g / \Sigma t$, где Σg — сумма встреч всех видов данной группы, Σt — сумма встреч всех видов флоры; $S = \Sigma g / (z \times n)$, где z — число видов группы, n — полное число регистраций. Встречаемость рассчитывалась с учетом площадной представленности ассоциаций в северо-восточной части Валдайской дачи лесничества. Аналогичный подход использован для определения участия географических элементов, жизненных форм и экогрупп. Наибольшую роль в сообществах играют как семейства, содержащие много видов, так и семейства с их малым числом: *Hylocomiaceae* (D=27.46, z=1), *Entodontaceae* (D=27.18, z=2), *Dicranaceae* (D=22.94, z=5), *Plagiotheciaceae* (D=11.07, z=2), *Brachytheciaceae* (D=5.48, z=12), *Aulacomniaceae* (D=3.40, z=3), *Mniaceae* (D=2.88, z=9). Роль печеночников в сложении фитоценозов невелика, за исключением *Ptilidiaceae* (D=7.15, z=2).

Таксономический спектр бриофлоры Валдая в целом неплохо соответствует спектру лесных территорий Польши, например в национальном Залечанском парке (Filipiak, 1986). Отличия сводятся к большему видовому разнообразию на Валдае *Sphagnaceae* и *Amblystegiaceae*, а на Велюньской возвышенности (Польша) — *Pottiaceae*, что, вероятно, связано с заболоченностью лесов Валдая и меньшим антропогенным прессом на этой территории. Значительнее разница между бриофлорой Валдая и весьма близкой по площади и природным условиям провинции Тавастия в Южной Финляндии. Там зарегистрировано 240 видов мхов; бóльшим числом видов представлены и основные семейства: *Dicranaceae* и *Amblystegiaceae* — по 28, *Brachytheciaceae*, *Bryaceae*, *Grimmiaceae* — по 18 (Söyrinki, 1983).

Географические элементы. Основная черта флоры Валдая — преобладание широко распространенных видов: 16 % — космополиты (20 ви-

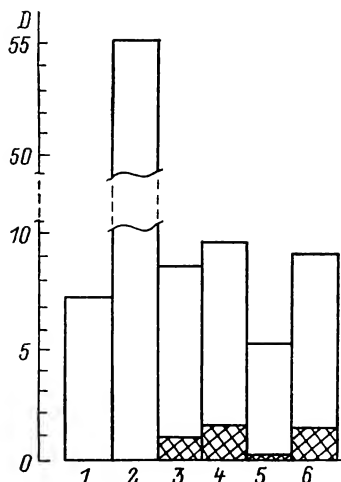


Рис. 1. Распределение ареалов мхов Валдайского лесничества по широтным типам.

D — участие группы видов. Типы ареалов: *1* — космополиты (Cm), *2* — от тропиков до Арктики (trop-arct), *3* — меридионально-арктический (m-arct), *4* — субмеридионально-арктический (sm-arct), *5* — субмеридионально-бореальный (sm-b), *6* — от умеренной зоны до арктической (temp-arct); заштриховано: виды, существующие в южной части своего ареала только в горах (в процентах от общего участия группы видов).

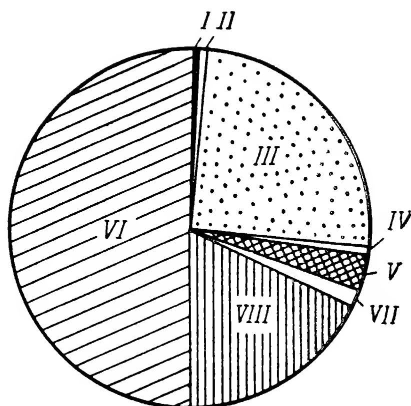


Рис. 2. Спектр жизненных форм бриофлоры Валдайского лесничества.

I — однолетники (D %=0.01), II — короткодерновинные мхи (D %=1.12), III — длиннодерновинные (D %=25.42), IV — подушки (D %=0.47), V — войлокообразные (D %=4.67), VI — коврики (D %=50.16), VII — вееровидные мхи (D %=2.94), VIII — древовидные (D %=15.22).

дов). Почти все виды циркумполярны, за исключением *Rhodobryum roseum* и *Brachythecium mildeanum* (евросибирские), *Barbilophozia lycopodioides* и *Lophocolea bidentata* (евроамериканские). Широтные элементы более разнообразны (рис. 1). Доминирует небольшая по числу видов (6) группа мхов с ареалами, простирающимися от тропиков до арктических районов (D=55.26), среди них самые распространенные в лесной зоне виды: *Pleurozium schreberi*, *Dicranum scoparium* и *Hylocomium splendens*. Близки по участию субмеридионально-арктические (D=9.52) и умеренно-арктические виды (D=9.13), хотя первая группа насчитывает 25, а вторая — всего лишь 6 видов. Очень мало видов, северная граница ареала которых проходит в бореальной зоне. Узкораспространенных (m-temp) — всего 2 вида из сем. *Neckeraceae*.

Отдельные лесные ассоциации обладают практически одинаковыми спектрами географических элементов, соответствующими общему спектру бриофлоры.

Жизненные формы. В соответствии с традиционным разделением по Бриделю во флоре Валдая найдено 43 вида верхоплодных и 49 видов бокоплодных мхов.

Спектр жизненных форм представлен на рис. 2. Преобладают коврики и длиннодерновинные мхи, причем граница между этими двумя формами не всегда четко выражена (например, р. *Calliergon*). Однолетник всего один — *Buxbaumia aphylla*. Такой спектр весьма характерен для лесов умеренной зоны (Magdefrau, 1982).

Экологические группы. По числу видов преобладают мхи влажных местообитаний (58 %), слабоацидофильные (34 %) и теневыносливые (35 %). Довольно много видов с широкой амплитудой по отношению к влажности почвы, а видов только сухих почв или водных мхов мало (соответственно 7 и 2 %). Ацидофильных видов в сумме больше, чем видов нейтральных и щелочных

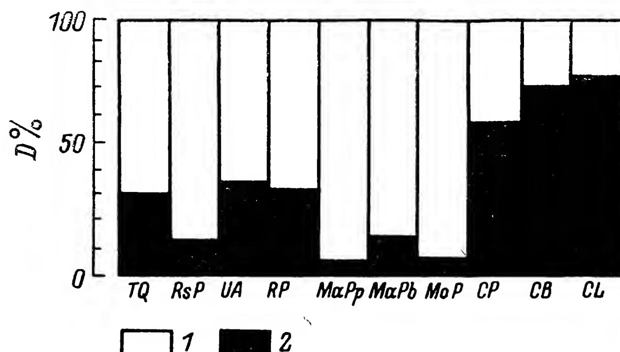


Рис. 3. Распределение наземных мхов в лесах Валдая по отношению к влажности почвы.

1 — на почвах от средней сухости до влажных, *2* — на почвах влажных до очень влажных. Расшифровку сокращений названий ассоциаций см. в табл. 1.

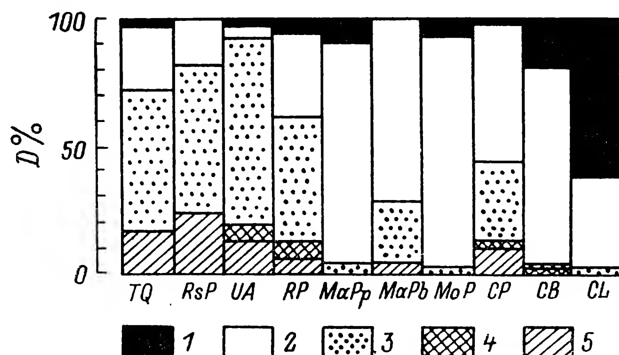


Рис. 4. Распределение наземных мхов в лесных ассоциациях Валдая по отношению к pH почвы.

1 — на очень кислых почвах (pH < 4.5); *2* — на кислых почвах (pH=3.5—5.5); *3* — на слабокислых, иногда на нейтральных и слабощелочных (pH=4.5—7.5); *4* — на нейтральных и щелочных почвах (pH= =5.5—8.0); *5* — виды с широкой амплитудой.

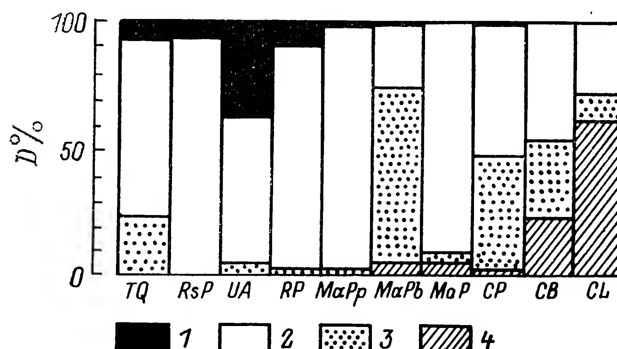


Рис. 5. Распределение наземных мхов в лесах Валдая по отношению к освещенности.

1 — виды сильно затененных местообитаний, *2* — тенелюбивые, *3* — полутенелюбивые, *4* — полусветовые.

ТАБЛИЦА 1

Встречаемость [1] напочвенных мхов в лесах Валдая

Виды	Ассоциации [2]									
	TQ	RsP	UA	RP	MaPp	MaPb	MoP	CB	CP	CL
	Общее число видов [3]									
	18	11	14	24	20	12	10	25	34	22
Brachythecium starkei	III	III	V	V	I	V		I	II	
Pleurozium schreberi	II	I		V	V	IV	V	V	V	V
Hylocomium splendens	II	I		IV	V	IV	V	II	III	
Dicranum scoparium	I	I	I	V	IV	IV	III	IV		I
Ptilium crista-castrensis				III	III		III	I		
Dicranum rugosum				II	IV	III	V			I
Atrichum undulatum	III		I	I	I					
Eurhynchium zetterstedtii	I									
Mnium cuspidatum		I	III	I						
Schistidium gracile			I							
Rhodobryum roseum	I	I	I	V	I	III			I	
Mnium affine	I	I	I	IV	I				I	
M. seligeri			I	IV		I			I	
Cirriphyllum piliferum	I		I	IV					I	
Plagiochila asplenioides	I			III	I				I	
Sphagnum squarrosum					I			IV	III	
S. girgensohnii					I	II		III	III	
Calliergon cordifolium								III	III	
Sphagnum centrale								IV	II	
S. flexuosum								III		II
S. magellanicum					I			IV		V
Climacium dendroides	II		I	II				II	V	
Mnium cinclidioides									III	
M. rugicum		I							II	
M. punctatum				I					II	
Polytrichum strictum					I			II		IV
Sphagnum angustifolium								II		IV
S. balticum								I	I	III
S. fuscum										II
Brachythecium salebrosum	II	II	II	III		II			IV	
Rhytidiadelphus triquetrus	I	II	I	III		I	I		III	
Polytrichum juniperinum	I			I		II	II	I	I	I
Aulacomnium palustre					I		III	V		III
Funaria hygrometrica					I	II	I			I
Sphagnum wulfianum					I			II	I	
S. warnstorfii								II	I	I
Polytrichum commune				I	I			I	I	I
Marchantia polymorpha				II			I			

Примечание (здесь и в табл. 2). [1] Встречаемость приведена в баллах шкалы Раункиера. [2] Ассоциации (Коротков, 1986; Коротков, Морозова, 1986): TQ — Trollio—Quercetum roboris, RsP — Rubo saxatilis—Populetum, UA — Urtico—Alnetum, RP —Rhodobryo—Piceetum, MaP — Maianthemo—Piceetum (p — pleuroziosum, b — betuletosum), MoP — Monotropo—Pinetum, CB — Carici canescentis—Betuletum, CP — Climacio—Piceetum, CL — Chamaedaphno—Ledetum. [3] Включая единичные находки в стандартных геоботанических описаниях.

почв (48 и 13 %), последние местообитания, например эвтрофные болота, дубравы, нечасты на Валдае.

Наибольшую ценотическую роль играют относительно толерантные к сухости, слабоацидофильные и теневыносливые виды. Однако в отличие от спектров географических элементов и жизненных форм спектры экологических групп хорошо дифференцируются по растительным сообществам (рис. 3—5).

ТАБЛИЦА 2

Встречаемость эпифитных мхов в лесах Валдая

Виды	Ассоциация									
	TQ	RsP	UA	RP	MaPp	MaPb	MoP	CB	CP	CL
	Общее число видов									
	33	28	22	16	13	10	3	9	19	2
Orthodicranum montanum	V	I	I	III	I		I		I	
Mnium cuspidatum	III	V	III						I	
Amblystegiella subtilis	III	II	I	I					I	
Chyloscyphus polyanthos	II		II	I	I				I	
Brachythecium reflexum	III	I	II	I		I				
Pylaisia polyantha	V	II	II	I						
Radula complanata	III	I	I							
Cirriphyllum piliferum	II	I	I							
Lophocolea heterophylla	III		I							
Brachythecium velutinum	II	I								
Homalia trichomanoides	I	I								
Brachythecium populeum		I	I						I	
Orthotrichum speciosum	I	IV				I				
Ptilidium pulcherrimum	V	III	III	V	IV	II	I	V	IV	
Sanionia uncinata	V	IV	V	IV	II	II		II	III	
Dicranum scoparium	V	III	III	I	II	V	I	II	IV	
Pleurozium schreberi	III	III	III	I	I	II		II	I	
Plagiothecium laetum	III	II	III	V	III	IV		I	III	
Brachythecium salebrosum	III		III	I		II		I		
Hylocomium splendens	II	V	I		I				I	
Plagiothecium denticulatum	I		II	III		I		I	III	
Pohlia nutans	III				II			II	I	I
Brachythecium starkei	II				I				I	
Mnium seligeri	II	I			I					

Ф и т о ц е н о т и ч е с к а я п р и у р о ч е н н о с т ь. Абсолютное большинство мхов Валдая — лесные виды (80.2 %), лишь небольшая доля не обнаружена в лесах. В основном это виды безлесных болот и озер (13.5 %) и открытых пространств антропогенного происхождения (5.6 %). Дальнейший анализ включает только виды, связанные с лесными сообществами (табл. 1, 2).

Два вида (*Pleurozium schreberi* и *Dicranum scoparium*) присутствуют во всех ассоциациях, выделенных на основе флористических критериев, по крайней мере в какой-нибудь синузии. Близки к ним по широте фитоценотической амплитуды (отсутствуют только в 1—2 ассоциациях) *Brachythecium starkei*, *B. salebrosum*, *Ptilidium pulcherrimum*, *Sanionia uncinata*, *Hylocomium splendens*, причем среди этих видов есть как доминанты (*Pleurozium schreberi*), так и минорные компоненты. Большинство видов обладает либо узким фитоценотическим ареалом (среди них есть виды с высоким индикационным значением, предпочитающие одну ассоциацию), либо имеет резко выраженный центр распределения в 1—2 ассоциациях.

В напочвенной синузии в группу стенотопных видов можно отнести *Sphagnum fuscum* для Chamaedaphno—Ledetum, *Eurhynchium zetterstedtii* для Trollio—Quercetum, *Mnium cinclidioides* для Climacio—Piceetum. Виды с определенно центрированным распределением — *Polytrichum strictum* и *Sphagnum angustifolium* (Chamaedaphno-Ledetum), *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum centrale* (Carici—Betuletum), *Rhodobryum roseum*, *Cirriphyllum piliferum*, *Mnium affine*, *M. seligeri* (Rhodobryo—Piceetum), *Sphagnum squarrosum* (Carici—Betuletum, Climacio—Piceetum). Несмотря на относительно широкую ценотическую амплитуду, *Pleurozium schreberi* и *Hylocomium splendens* связаны по крайней мере по обилию в основном с бореальными лесами (класс Vaccinio—Piceetea Br.-Bl.

1939), а *Brachythecium starkei* — с неморальными (класс Querco—Fagetea Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 em. Klika 1939) и мезофитными мелколиственными лесами.

Стенотопные виды среди эпифитов (в эту группу входят облигатные мхи-эпифиты и напочвенные, растущие при основании стволов) практически отсутствуют. Основное видовое разнообразие эпифитов связано с лиственными лесами Querco—Fagetea и достигает максимума в Trollio—Quercetum. Здесь же отмечено максимальное количество ценотически центрированных видов: *Orthodicranum montanum*, *Lophocolea heterophylla*, *Brachythecium velutinum*. В других ценозах такие виды редки.

Ценотические предпочтения некоторых видов связаны с их субстратной или породной приуроченностью, как в случае с *Plagiothecium laetum* (нижняя часть стволов ели).

Обсуждение результатов

При анализе бриофлоры Валдайского лесничества выявляются следующие закономерности: резкое преобладание лесных видов, преобладание видов семейств *Amblystegiaceae* и *Brachytheciaceae*, хорошая дифференциация синтаксонов лесной растительности по спектрам экологических групп мхов, отсутствие аналогичного разделения по спектрам географических элементов и жизненных форм. И это несмотря на то, что ряд видов обнаруживает четкую фитоценотическую приуроченность.

Лесной и болотный характер бриофлоры Валдая объясняется тем, что в сумме эти местообитания доминируют здесь по площади (Ватковский и др., 1974). Возможно, известную роль играет и относительно малая нарушаемость этой территории в прошлом (Жекулин, 1982), что позволило сохраниться значительному разнообразию естественных лесных и болотных сообществ. Такой вывод подтверждается и небольшим видовым богатством гемерофилов (видов местообитаний, так или иначе связанных с деятельностью человека): *Rhacomitrium canescens*, *Funaria hygrometrica*, *Bryum pallens*, *B. argenteum*, *Brachythecium mildeanum*, *Rhytidiadelphus squarrosus*, *Ceratodon purpureus*, *Buxbaumia aphylla*, *Pohlia nutans*, *Abietinella abietina*, *Pylaisia polyantha*. Основные виды (всего 28), играющие наиболее важную роль в сложении лесов Валдая, относятся к группе гемерофобов (виды местообитаний, не связанных с деятельностью человека): *Dicranum rugosum*, *Orthodicranum montanum*, *Rhodobryum roseum*, *Aulacomnium palustre*, *Drepanocladus fluitans*, *Brachythecium starkei*, *B. populeum*, *B. reflexum*, *Plagiothecium laetum*, *Ptilium crista-castrensis*, *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum strictum* и др. (Söyrinki, 1983).

Дифференциация лесных ассоциаций по экологическим группам мхов по двум факторам (влажность и pH почвы) неплохо соответствует высшим синтаксономическим рангам флористической классификации (рис. 3, 4). Так, в «мезофитную» группу входят только леса класса Querco—Fagetea (ассоциации TQ, UA, RP, см. табл. 1), а в «ксерофитную» — леса Vaccinio—Piceetea (ассоциации MoP, MaPp, MaPb). Что касается кислотности почвы, то более нейтрофитные сообщества мхов связаны главным образом с классом Querco—Fagetea (ассоциации TQ, RsP, UA, RP), а более ацидофитные — с классом хвойных бореальных лесов Vaccinio—Piceetea (MaPp, MaPb, MoP, CB). Ассоциация Climacio—Piceetum по спектру экологических групп мхов стоит ближе к богатым лесам, что служит дополнительным аргументом для помещения ее в класс богатых черноольховых лесов Alnetea glutinosae Br.-Bl. et Tx. 1943, а не в класс Vaccinio—Piceetea (Коротков, 1986). Интересно, что в сообществах ассоциаций RP и UA больше всего видов с оптимумом в слабощелочном диапазоне реакции почвы; скорее всего это связано с почвами, формирующимися на перекрытой суглинками морене (Экология и продуктивность. . ., 1980).

Как и следовало ожидать, освещенность не влияет на синтаксономическое положение ассоциаций. Больше светолюбивых видов сосредоточено в более светлых местообитаниях, каковыми являются разреженные заболоченные леса. Необычно выглядит лишь ассоциация Monotropo—Pinetum, где, несмотря на достаточно высокую освещенность, преобладают тенелюбивые виды. Это объясняется тем, что напочвенный покров состоит из видов с широкой толерантностью к световому режиму (*Pleurozium schreberi*, *Dicranum rugosum*, *Hylocomium splendens*), доминирующих, видимо, из-за отсутствия серьезных претендентов среди других видов мхов на эти относительно неблагоприятные местообитания.

По составу мхов лесные сообщества дифференцируются хуже, чем при учете всего комплекса видов растений. Однако можно отметить, что в более влажных и богатых местообитаниях больше видовое богатство и гораздо больше стенобионтов, чем в сухих и бедных лесах. В наиболее сухом варианте (Monotropo—Pinetum), где между прочим мхи очень обильны, сосредоточены виды с широкой экологической амплитудой. Такие ассоциации, как RP, CB, CP и CL, имеют четкие портреты локальной бриофлоры. Хотя в довольно влажных дубравах ассоциации TQ наземный моховой покров очень беден, здесь достаточно велика доля эпифитов. Максимального разнообразия состав мхов достигает во влажных и богатых местообитаниях — в Climacio—Piceetum (53 вида) и в Trollio—Quercetum (52 вида). Трофность местообитаний имеет решающее значение при определении в сообществах числа видов мхов с центрированным распределением. В дубравах таких видов 6, в близких по трофности, но более сухих богатых ельниках — 5, а в более влажных, но менее богатых заболоченных ельниках (CP) — 4. В экстремальных условиях значение влажности как фактора, определяющего благоприятность местообитания для мхов, возможно, больше, чем трофность. Так, в бедных заболоченных сосняках (CL) число центрированных видов — 4, в березняках (CB) — 3, а в сухих и более богатых осинниках (RsP) — 1.

Хотя сами по себе мхи валдайских лесов не обладают большим синтаксономическим весом, они могут служить важным дополнительным фактором, усиливающим дифференциацию лесных синтаксонов. Дифференциация их возможна как по присутствию особой группы видов (CB, CL, CP, RP), так и по ее отсутствию (RsP, TQ, MaPp). Поэтому вполне целесообразно вводить мхи наравне с сосудистыми растениями в синтаксономический анализ, а не выделять для них отдельные мелкие сообщества (ср. Schuhwerk, 1986).

ЛИТЕРАТУРА

Аболинь А. А. *Polytrichum strictum* (*Polytrichaceae*) — самостоятельный вид или модификант *P. juniperinum*? // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 11. С. 1503—1511. — *Абрамова А. Л.*, *Савич-Любицкая Л. И.*, *Смирнова З. Н.* Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 715 с. — *Ватковский О. В.*, *Головенко С. В.*, *Гришина Л. А. и др.* Экология и продуктивность геохимически автономных ельников Валдая // Почвы и продуктивность растительных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 89—141. — *Жекулин В. П.* Историческая география: предмет и методы. Л., 1982. 224 с. — *Коротков К. О.* Синтаксономический анализ лесов Валдая: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1986. 20 с. — *Коротков К. О.*, *Морозова О. В.* Класс Querco—Fagetea. Леса Валдайского лесничества // Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев). М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 121—133. — *Мельничук В. М.* Определитель лиственных мхов Средней полосы и Юга европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1970. 442 с. — *Тишков А. А.* Естественная и антропогенная динамика еловых лесов Валдая // Организация экосистем ельников южной тайги. М.: Наука, 1979. С. 30—69. — *Шляков Р. Н.* Печеночные мхи Севера СССР. Л.: Наука, 1979—1982. Вып. 2—5. — *Экология* и продуктивность лесов Нечерноземья. М.: Изд-во МГУ, 1980. 143 с. — *Ahti T.*, *Hämet-Ahti L.*, *Jalas J.* Vegetation zones and their sections in northwestern Europe // Ann. bot. fenn. 1968. Vol. 5, N 3. P. 169—211. — *Crum H. A.*, *Anderson L. E.* Mosses of Eastern North America. New York: Columbia Univ. Press, 1981. 1328 p. — *Düll R.* Distribution of the European and Macaronesian liverworts (Hepaticophytina) // Bryol. Beitr. 1983. Bd 2. S. 1—115. — *Düll R.* Distribution of the European and Macaronesian mosses (Bryophytina) // Bryol. Beitr. 1984/1985. Bd 4/5. S. 1—232. — *Ellenberg H.* Zeigerwerte der Gefässpflanzen Mitteleuropas // Scripta Geobotanica. 1974. Bd 9. S. 1—97. — *Filipiak E.* Mchy Zaleczanskiego Parku Krajobrazowego (Wyzyna Wie-

lunska) // Acta UL. Folia soziol. 1986. N 2. P. 343—363. — *Flatberg K. I.* Typification of *Sphagnum capillifolium* (Ehrh.) Hedw. // J. Bryol. 1983. Vol. 12, N 3. P. 503—507. — *Landolt E.* Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora // Veröff. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochsch. 1977. Hf 64. 208 S. — *Landwehr J.*, *Barkman J. J.* Atlas van de nederlandse bladmossen. Amsterdam: ERLA, 1966. 600 S. — *Magdefrau K.* Life-forms of bryophytes // Bryophyte Ecology. New York: Chapman, Hall, 1982. P. 45—58. — *Meüsel H.*, *Jäger E.*, *Rauschert S.*, *Wein rt E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: VEB Gustav Fischer, 1965. Bd 1. Text 583 S., Karten 258 S. — *Piippo S.* On the taxonomy, nomenclature and distribution of *Brachythecium starkei* (*Brachytheciaceae*, Musci) and related taxa // Ann. bot. fenn. 1983. Vol. 20, N 4. P. 339—349. — *Schuhwerk F.* Kryptogamengemeinschaften in Waldassoziationen — ein metodischer Vorschlag zur Synthese // Phytocoenologia. 1986. Vol. 14, N 1. P. 79—108. — *Sjödin A.* Index to distribution maps of bryophytes 1887—1975. I, II // Växtekol. stud. 1980. Vol. 11, vol. 12, 282 p., 143 p. — *Söyrinki N.* Die Laubmoose im Ruovesi-Virrat-Gebeit in West-Finnland // Acta Bot. Fennica. 1983. Vol. 122. P. 1—50.

Институт эволюционной морфологии
и экологии животных АН СССР,
Институт географии АН СССР,
Москва.

Получено 13 I 1988.

УДК 582.32+33

Бот. журн., т. 74, № 3

Л. В. Бардунов

ОСНОВНЫЕ АСПЕКТЫ ПРИМЕНЕНИЯ МОХООБРАЗНЫХ

L. V. BARDUNOV. MAIN ASPECTS OF APPLIED BRYOLOGY

Дан обзор литературы по вопросам практического применения мохообразных. Показано, что, вопреки все еще распространенному мнению о незначительной экономической ценности мохообразных и ограниченном использовании их человеком, применяются бриофиты широко и разнообразно и это применение имеет тенденцию к возрастанию.

Мохообразные традиционно считаются имеющими небольшое практическое значение. Известный американский бриолог W. Welch в статье «Мхи и их использование» писала, что ботаника часто спрашивают, какое значение для человека имеют мохообразные. Обычный ответ: мохообразные представляют большой научный интерес, но имеют очень малую экономическую ценность.

Сегодня оценка Welch экономической ценности мохообразных устарела. Широко развернувшиеся в послевоенные годы всесторонние бриологические исследования показали, что мохообразные обладают целым рядом свойств, заставляющих пересмотреть традиционный взгляд на них как на растения, ценность которых для человека определяется в основном их чисто научным значением. Мохообразные оказались ценными как с научной точки зрения, так и в практическом отношении. Конечно, и сегодня мохообразные используются меньше большинства остальных отделов растительного царства. Значение любой группы растений определяется не только масштабами, но и характером применения, наличием (или отсутствием) тех полезных качеств, которые можно получить только в данной группе. Практическая ценность мохообразных реализована еще далеко не в полной мере. И потому сегодня приходится говорить в основном еще не об их использовании в народном хозяйстве, а главным образом о перспективах такого использования.

В данном обзоре мы не будем касаться двух важных аспектов применения мохообразных — бриоиндикации и использования торфа.

Применение мохообразных насчитывает не менее 8 или даже 10 тысячелетий. Использовались главным образом сорбирующие свойства бриофитов, их эла-

стичность, плохая теплопроводность. Соответственно этому мохообразные употреблялись как подстилки для домашних животных, как набивочный, упаковочный, теплоизолирующий материал. Мхи шли на конопатку стен хижин, заделку швов и трещин лодок, ими набивали подушки, они использовались в детских колыбелях в качестве пеленок и в обуви для ее утепления, а также женщинами с гигиенической целью и т. д. Использовались преимущественно крупные бокоплодные мхи, сфагны, *Polytrichum commune* Hedw. Наиболее широкое применение бриофиты находили у народов северных стран, так как в их растительном мире бриофиты имеют большой удельный вес, хорошо заметны и массовы.

С давних пор используются целебные свойства многих видов мохообразных. Жители Аляски делали лечебную мазь из измельченного сфагна, смешанного с животным жиром, для лечения ран (Савич-Любицкая, 1943; Thieret, 1956). Жители Великобритании веками применяли сфагны без смешивания с жиром для лечения нарывов, фурункулов, гнойных ран; а индейцы, жившие на территории США, виды родов *Bryum*, *Mnium*, *Philonotis* и некоторые бокоплодные мхи — в качестве противоожогового средства. Свежесобранные мхи растирали до пастообразного состояния и накладывали на место ушиба, ожога или раны (Flowers, 1957). *P. juniperinum* Hedw. использовали индейцы Северной Америки. В китайской медицине с давних пор используются около 40 видов бриофитов, в том числе 5 видов печеночников (Ando, Matsuo, 1984). Среди них — хорошо известные виды, например *Polytrichum commune*, высоко ценимый и считающийся одним из лучших «медицинских» мхов, широко применяется в качестве жаропонижающего, дезинфицирующего, мочегонного средства, а также для растворения камней в почках и в желчном пузыре. Для лечения бронхита, тонзиллита, цистита, тимпанита применяется *Haplocladium microphyllum* (Hedw.) Broth. Печеночники *Marchantia polymorpha* L. и *Conocephalum conicum* (L.) Dum. в смеси с растительными маслами употребляются как наружное средство при лечении экземы, ожогов, порезов, укусов. Применяются также *Funaria hygrometrica* Hedw., *Climacium dendroides* (Hedw.) Web. et Mohr, *Cratoneuron filicinum* (Hedw.) Spruce, *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., *Bryum argenteum* Hedw., *Plagiopus oederi* (Brid.) Limpr. и несколько видов сфагнов (последние как перевязочный материал и для лечения глаз).

Современные исследования, проведенные китайскими медиками, показали перспективность применения *Rhodobryum giganteum* (Schwagr.) Par. при лечении сердечно-сосудистых заболеваний (Wu, 1982). В народной медицине ряда стран, в том числе и в СССР, применялся *Polytrichum commune* для укрепления волос, улучшения их роста и придания им более красивой окраски (Thieret, 1956; Атлас лекарственных растений СССР, 1962; Asakawa, 1981). Правда, далеко не всегда отмечается результативность этого средства.

С давних времен мохообразные применяются с декоративными целями в Китае и Японии — в садах, в том числе моховых, в открытом грунте и в различных традиционных микроландшафтных культурах в помещениях. Используется при этом не менее десятка различных видов мхов, имеющих обычно крупные размеры. Культура этих садов некоторое распространение получила также в США (Ando, 1982; Ando, Matsuo, 1984).

Использовались мхи, особенно *Climacium dendroides*, для украшения дамских шляпок (Clarke, 1902; Britton, 1902). В конце прошлого и начале нынешнего века в США сравнительно широко для украшения дамских шляп и беретов употреблялись различные тесемочки, сделанные из мхов *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. и *Neckera crispa* Hedw. Так как ни тот ни другой вид в Америке не растет, то их специально ввозили для этой цели из Европы.

Использовались и используются мхи для украшения окон, витрин, наружных частей зданий, особенно если требуется придать им более «древний» вид, и т. п. (Grout, 1931; Thieret, 1956; Nelson, Carpenter, 1965). Не менее десятка видов листостебельных мхов и печеночников разводится в аквариумах.

Обратимся теперь к основным путям, способам и перспективам современного применения бриофитов.

Очень полезными являются такие качества мохообразных, как их высокая сорбционная и водоудерживающая способность, эластичность, а также многие особенности химического состава.

О масштабах сорбционной способности бриофитов можно судить по такому факту. Некоторые виды сфагнов поглощают столько воды, что ее вес может превышать их собственный воздушно-сухой вес в 30—35 раз. Среди остальных групп мохообразных, правда, столь впечатляющих цифр мы не найдем. Но и среди них сорбционная способность гораздо выше, чем среди остальных высших растений. Случаи, когда вес поглощенной бриофитами воды превышает их собственный воздушно-сухой вес в 10—12 раз, среди мохообразных нередки. Эта высокая сорбционная способность относится не только к влаге, но и к ионам различных элементов. Например, по данным Czarnowska, Reyment-Grochowska (1974), гаметофиты мхов аккумулируют железа в 5—10, цинка и меди — в 2—3 раза больше, чем сосудистые растения.

Эти качества мохообразных создают предпосылки для их широкого использования. Мхи применяются при транспортировке хрупких предметов, включая изделия из фарфора (в сухом виде), во влажном состоянии — при транспортировке и хранении плодов и овощей, посадочного материала, живых растений, при проращивании семян, транспортировке лабораторных животных (Richardson, 1981). По-прежнему очень широко применяются мхи при конопачении стен бревенчатых сооружений, особенно в сельской местности. Используются мхи также для мульчирования почвы и в виде добавок в почву при культивировании некоторых растений, в частности при культивировании рододендронов в Японии. В последнем случае кусочки мхов (главным образом из рода *Leucobryum*) смешиваются с почвой (Ando, Matsuo, 1984).

Обратимся к использованию других представителей отдела. Рассмотрим сначала применение, основанное на их сорбирующих свойствах.

Одним из путей использования бриофитов является применение водных мхов с целью поисков полезных ископаемых (Лапаев, 1977, 1979). Основано оно на том, что мхи не только извлекают из воды различные химические элементы, но и аккумулируют их. Поэтому содержание того или иного элемента в теле мха может быть выше, чем в воде. Значит, бриологические материалы дадут более надежные результаты, чем гидрохимические.

Почему для этой цели избраны именно водные, а не наземные, сухопутные мхи? Основоположник метода использования водных мхов для поиска полезных ископаемых (метод этот носит название бриогеохимического) советский геолог Г. П. Лапаев исходил из следующего. По наземному мху, как, впрочем, и по любому другому наземному растению, мы можем судить об условиях на очень небольшой площади, т. е. лишь на площади того участка, на котором это растение произрастает.

Для получения надежных результатов по какому-либо региону нужна большая серия проб, взятых достаточно близко друг от друга с большой густотой. Это делает исследования трудоемкими и сравнительно малоэффективными. Иное дело — водный мох. Спектральный анализ образца такого мха даст представление о наличии или отсутствии нужного элемента не только в месте произрастания этого мха (т. е. в точке взятия пробы), но и во всей вышерасположенной части водосборного бассейна. В какой бы части бассейна ни находился элемент, его ионы течением реки будут вынесены далеко вниз, за пределы местонахождения. Отрицательный результат, полученный при исследовании образца, взятого в нижней части какого-то водосборного бассейна, сразу же однозначно указывает на отсутствие рассматриваемого элемента во всем бассейне. В случае положительного результата исследуемая территория делится на серию более мелких участков. Пробы отбираются всякий раз в низовьях какой-либо части

бассейна. Продвигаясь снизу вверх по реке и отсекая ту часть бассейна, в нижней части которого результат отрицательный, исследователь постепенно выходит на месторождение, рудопроявление или аномалию.

Таким образом, использование для поиска полезных ископаемых водных мхов значительно удобнее, проще, дешевле, чем использование для этой цели наземных растений. Применение водных мхов надежнее гидрохимического метода, основанного на анализе сухого остатка воды. Этот метод имеет дело с состоянием воды в данный момент, тогда как мох аккумулировал в себе элемент за длительный период времени. В определенные моменты (например, при низком уровне воды, когда может не происходить вымыва ионов из месторождения или, наоборот, при сильном разбавлении в случае высокого уровня воды) гидрохимический метод может дать ошибочный результат. Бриогеохимический метод от подобных ошибок полностью застрахован. Содержание микроэлементов (кроме кадмия) в золе мхов гораздо выше (в 4.5 раза), чем в сухом остатке воды. Бриогеохимический метод обнаруживает примерно в полтора раза больше элементов, чем дает анализ сухого остатка воды тех же самых водотоков. Количество мха, требуемого для анализа, крайне невелико — в пересчете на сухой вес достаточно примерно 10—15 г. Получить такое количество мха нетрудно.

Используя бриогеохимический метод, геологи Якутии (именно здесь этот метод и был разработан) уже обнаружили несколько участков с резко повышенным по сравнению с фоновым содержанием ряда ценных элементов, включая такие, как, например, олово, вольфрам, золото, медь, серебро, свинец. Правда, по устному сообщению Г. П. Лапаева, ни одна из аномалий обычными методами до сих пор не проверена, несмотря на то что некоторые из них выявлены уже несколько лет назад.

Бриогеохимический метод не требует производить точное видовое определение водных мхов, ибо все они, как отмечает Лапаев (1979), аккумулируют элементы более или менее одинаково. Во всяком случае, различия здесь невелики и практического значения не имеют. Почему-то все водные мхи не аккумулируют кадмий. Последнее отмечается рядом авторов (например, Glooschenko, Capobianco) (цит. по Ando, Matsuo, 1984) и для наземных мхов.

Очень перспективно также основанное на сорбирующих свойствах мхов их применение для очистки сбросовых (сточных) вод горнодобывающих предприятий.

Для очистки сбросовых вод ртутьдобывающих предприятий и извлечения из этих вод ртути У. К. Маматкулов (1978) предложил использовать широко распространенный в Средней Азии мох *Tortula caninervis* (Mitt.) Broth. (*T. desertorum* Broth.). Этот мох оказался великолепным сорбентом ртути. В условиях эксперимента он поглощал более 96 % содержащейся в растворе ртути.

Такое применение мхов делает лишь первые шаги, и сомневаться в его перспективности не приходится. Многие виды мохообразных могут быть использованы для очистки сбросовых вод самых различных предприятий. Пока же, к сожалению, и уже разработанный способ использования *Tortula caninervis* не применяется, хотя он и был предложен еще в 1975 г.

Обратимся теперь к использованию мохообразных (и к перспективам такого использования), основанному на их химическом составе. Частично об этом уже говорилось, когда речь шла о медицинском применении сфагнов и некоторых зеленых мхов.

Как сейчас уже стало известно, бактерицидными и вообще антибиотическими свойствами обладают не только сфагны.

Почти полное отсутствие у мохообразных растительных и животных паразитов и вредителей побудило исследователей проверить антибиотическую активность представителей этой группы растений. Первые публикации на эту тему появились в начале 50-х годов. Бактерицидность сфагнов была известна ранее (Савич-Любицкая, 1943; Рассадина, 1947). Усилиями исследователей ряда

стран получены многочисленные данные, свидетельствующие о довольно широком распространении среди мохообразных антибиотических свойств.

Исследовались различные экстракты, полученные из мохообразных, — из всего тела или отдельно из гаметофита и спорофита. Иногда изучались отдельно надземная и подземная части гаметофита. В качестве экстрагирующих агентов применялись: вода, эфир, этиловый и метиловый спирты, раствор поваренной соли, ацетон, хлороформ. Полученные различными способами экстракты испытывались in vitro в отношении ряда микроорганизмов, в том числе и патогенных для человека. Исследовалось действие экстрактов и на грибы, включая те, что вызывают различные заболевания у культурных растений. При этом применялись в основном обычные микробиологические методики. В целом было испытано свыше 20 видов различных микроорганизмов и несколько видов грибов. Среди первых были грамположительные и грамотрицательные формы: стафилококк золотистый, в том числе его устойчивые к действию пенициллина штаммы, кишечная палочка, 2 вида сальмонелл, кандида, стрептококк гноеродный, холерный вибрион, сарцина желтая. Среди патогенных грибов были *Aspergillus clavatus* Desm., *Botrytis cinerea* Pers., *Rhizoctonia solani* Kuehn, *Pyricularia oryzae* Gav., *Pythium debaryanum* Hesse. Были среди подвергнутых испытаниям и безвредные формы. Рост всех испытанных видов микроорганизмов и грибов в той или иной мере подавлялся в эксперименте экстрактами мохообразных.

Наиболее чувствительными к действию экстрактов мохообразных оказались следующие виды микроорганизмов: сальмонелла тифозная, ее рост угнетался экстрактами 8 видов листостебельных мхов и 8 видов печеночников; стафилококк золотистый, его рост угнетался не менее чем 10 видами листостебельных мхов и не менее чем 6 видами печеночников. Сравнительно высокую чувствительность к экстрактам мохообразных обнаружили также холерный вибрион и сарцина желтая.

Какие виды мохообразных проявляют наибольшую активность и в отношении каких именно видов микроорганизмов и грибов? Мох *Brachythecium procumbens* (Mitt.) Jaeg., по данным R. Bannerjee и S. Sen (1979), проявляет антибиотическую активность в отношении 2 грамположительных и 2 грамотрицательных микроорганизмов. Сюда входят стафилококк золотистый, сальмонелла тифозная, холерный вибрион, кишечная палочка, сарцина желтая. Печеночник *Marchantia paleacea* Bert., по данным тех же авторов, проявляет активность в отношении стафилококка золотистого, сальмонеллы тифозной, холерного вибриона и еще 4 видов микроорганизмов. Печеночник *Asterella sanguinea* L. et L. in Lehm., по данным тех же авторов, проявляет активность в отношении 7 видов микроорганизмов. Среди них — стафилококк золотистый, холерный вибрион, кишечная палочка. Печеночник *Reboulia hemispherica* (L.) Raddi проявляет активность в отношении 6 видов микроорганизмов. Вообще, как отмечают указанные авторы, антибиотическая активность широко распространена среди представителей пор. *Marchantiales.*

Большую антибиотическую активность, по данным J. McCleary и D. Walkington (1966), проявляют виды родов *Atrichum*, *Dicranum*, *Mnium*, *Polytrichum* и *Sphagnum*. По данным Мацуо и других японских исследователей (цит. по Ando, Matsuo, 1984), довольно значительную антибиотическую (антигрибную) активность обнаруживают печеночники *Herberta adunca* (Dicks.) S. F. Gray и *Odontoschisma denudatum* (Mart.) Dum. По данным Т. И. Евдокимовой (1962), *Polytrichum commune* и *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., особенно первый, токсичны по отношению к азотобактеру. Значительное подавление развития и снижение ферментативной активности сапрофитных бактерий, подавление развития кишечной палочки в результате действия водных экстрактов мохообразных — печеночника *Riccia fluitans* L. и листостебельного мха *Leptodictyum riparium* (Hedw.) Warnst. — отмечают К. А. Кокин и Т. З. Тимофеева (1962).

Антибиотическая активность обнаружена более чем у половины (чаще в пределах 56—57 %) подвергнутых исследованию видов, выбор которых — это надо подчеркнуть — в значительной мере случаен. Это не может не говорить о широком распространении антибиотических свойств среди мохообразных. Сегодня эти свойства обнаружены у представителей всех трех классов бриофитов. Пока трудно говорить о том, где эти свойства более развиты. В классе Anthocerotopsida антибиотическая активность известна пока всего лишь у двух видов — *Anthoceros erectus* Kash. и *Notothylas indica* Kash. Так что в основном речь идет только о листостебельных и печеночных мхах. Banerjee и Sen (1979) полагают, что антибиотические свойства (и соответственно вещества, их обусловливающие) более часто встречаются у печеночников, чем у листостебельных мхов. Нам кажется, что для такого вывода оснований пока недостаточно. Однако понять этих авторов можно: в их экспериментах антибиотические свойства обнаружили 69 % исследованных видов печеночников, тогда как у листостебельных мхов этот процент составил только 45. Как свидетельствуют H. Ando и A. Matsuo (1984), в опытах ряда японских ученых антибиотические свойства были выявлены почти у всех исследованных ими видов листостебельных мхов (свыше 80 видов).

Химическая природа веществ, обеспечивающих антибиотическую активность мохообразных, не вполне ясна. Предполагается, что в основе антибиотической активности лежат две группы веществ: органические кислоты и (или) полифенолы или фенолоподобные вещества. Таким фенолоподобным веществом является известный только у сфагнов сфагнол. Одно время считалось, что именно он и обеспечивает бактерицидные свойства сфагнов. Впоследствии, однако, выяснилось, что у сфагнов есть и другие вещества со сходным действием. Тем более это относится к группам, где сфагнол отсутствует. По крайней мере в некоторых случаях в качестве антибиотического начала действуют терпеноиды, встречающиеся почти исключительно у печеночников, где они широко распространены (особенно у представителей подкласса юнгерманниевых).

Важно отметить, что степень антибиотической активности вида может быть различной у растений разного возраста, влияют на нее также время сбора и характер экологических условий (Banerjee, Sen, 1979).

Итак, мы видим, что мохообразные обладают большой антибиотической активностью, в том числе и в отношении ряда патогенных микроорганизмов. Однако, насколько известно, ни одного лечебного антибиотического препарата из мохообразных не введено в медицинскую практику ни у нас, ни за рубежом. Единственный медицинский препарат, имеющий отношение к мохообразным, — торфот, но его получают не из мхов, а из торфа способом сухой перегонки. Препарат этот представляет собой биогенный стимулятор. Применяется он при лечении ряда заболеваний глаз, а также при артритах, радикулитах и некоторых других болезнях.

Имеющиеся материалы по антибиотической активности мохообразных позволяют сделать вполне обнадеживающий вывод о перспективности мохообразных как возможного источника получения антибиотиков.

Перспективы медицинского применения мохообразных определяются гораздо шире и наличием в этой группе растений ряда биологически активных веществ, действующих не только на микроорганизмы, но и на животных, и на растения. Так, у мохообразных обнаружены вещества, действующие как регуляторы роста, — и ингибиторы, и стимуляторы. Это, прежде всего, люнуляриевая кислота (аналог имеющейся у высших растений и у водорослей абсцизовой кислоты — обычного ингибитора роста). Люнуляриевая кислота широко распространена у печеночников, но отсутствует у листостебельных мхов и у антоцеротовых. Есть у мохообразных индолил-уксусная кислота, аденин, гиббереллиноподобные вещества. Последние обнаружены советскими исследователями (Муромцев и др., 1964). Как ингибиторы роста действуют многие тер-

пеноиды. Надо заметить, что почти все регуляторы роста, выделенные из мохообразных, действуют даже в очень небольших концентрациях. Обнаружены они у многих видов мохообразных. Среди печеночников такие вещества известны у представителей обоих подклассов, среди листостебельных мхов — у представителей двух подклассов из трех (в подклассах бриевых и сфагновых мхов).

Из ряда печеночников были выделены вещества (главным образом терпеноиды), действующие как антифиданты по отношению к некоторым насекомым и червям. Kanasaki и Ohta (цит. по Ando, Matsuo, 1984) выделили из печеночника *Marchantia polymorpha* сесквитерпеновый лактон костунолид, который оказался ядовитым или производил отпугивающее действие на рыб. Такое же действие оказывали и терпеноиды, выделенные из печеночников *Porella vernicosa* Lindb., *Trichocoleopsis sacculata* (Mitt.) Okam., некоторых видов рода *Frullania* (Asakawa, 1983). Сесквитерпеноид плагиохилин, выделенный Matsuo (цит. по Ando, Matsuo, 1984) из печеночников рода *Plagiochila*, оказался чрезвычайно ядовитым для мышей.

Некоторые печеночники содержат едкие вещества, способные при контакте вызывать аллергические воспаления кожи. В литературе отмечается, что работники лесного хозяйства Франции и Канады нередко страдают аллергическим контактным дерматитом, вызываемым веществами, содержащимися в эпифитных печеночниках из родов *Frullania* и *Radula*. Из *Frullania tamarisci* (L.) Dum. выделен сесквитерпеновый лактон (Knoche et al., 1969), который и вызывает аллергический дерматит. Аналогичным действием обладают и терпеноиды некоторых других печеночников, относящихся, в частности, к родам *Porella*, *Wiesnerella*, *Diplophyllum*. Сравнительно нередко мохообразные (отмечено только в классе печеночников) содержат также горькие вещества (Asakawa, 1981).

По данным Л. В. Гавриловой (1970), водные вытяжки из *Polytrichum commune* и сфагна (вид не указан) ингибировали рост проростков сосны и ели, но в то же время стимулировали рост проростков лиственницы. Таким образом, ясно, что мохообразные оказывают аллелопатические воздействия на растения в фитоценозах.

Обнаруживают мохообразные и противоопухолевые свойства. Так, в опытах Belkin, Fitzgerald и Felix (цит. по Ando, Matsuo, 1984) экстракты из *Polytrichum juniperinum* обнаружили сильное, подтвержденное гистологически, угнетающее действие на опухоли саркомы у мышей. Из нескольких видов печеночников (*Conocephalum conicum*, *C. supradecompositum* (Lindb.) Steph., *Porella japonica* (Lac.) Mitt., *Wiesnerella denudata* (Mitt.) Steph., *Frullania mocera*, *F. tamarisci*, *Marchantia polymorpha*) были выделены сесквитерпеноиды костунолид, тулипинолид, залузанин, обладающие противоопухолевой активностью в отношении некоторых онкологических заболеваний человека. Все названные сесквитерпеноиды ранее были известны у цветковых растений, причем в семействах, в систематическом отношении очень удаленных друг от друга. Сходным действием обладает диплофиллин, выделенный из печеночников рода *Diplophyllum*. Терпеноиды, составляющие основу масляных телец печеночников, получены не только из перечисленных видов. Всего видов печеночников, экстракты которых обладают той или иной формой биологической активности, не менее 20. Существенно то, что эти свойства, как и антибиотическая активность, встречаются у видов, относящихся к разным семействам и порядкам.

Таким образом, спектр возможного применения мохообразных в медицинских целях весьма широк, что связано с их сорбционными свойствами и особенностями химизма. Хотя изучение химического состава и биохимии мохообразных в последнее время очень существенно продвинулось вперед, в целом оно еще недостаточно. Как отмечает Asakawa (1981), всего 1 % мохообразных изучен в химическом отношении.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас лекарственных растений СССР. М., 1962. 703 с. — *Высекерский В. Ю.* Сфагнум или растительный войлок. Применение его в строительном, хозяйственном и промышленном деле. СПб., 1885. 49 с. — *Гаврилова Л. В.* Аллелопатическое влияние мхов и лишайников на ростовые процессы хвойных пород // Физиолого-биохимические основы взаимодействия растений в фитоценозах. Киев: Наук. думка, 1970. Т. 1. С. 190—194. — *Евдокимова Т. И.* О токсичности некоторых мхов и лишайников в отношении азотобактера в почвах Карелии // Почвоведение. 1962. № 8. С. 88—91. — *Кокин К. А., Тимофеева Т. З.* Влияние некоторых водных мхов на выживаемость сапрофитных бактерий и кишечной палочки // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1962. № 4. С. 164—167. — *Лапаев Г. П.* Биогеохимические ореолы рассеяния // Методическое руководство по геохимическим методам поисков рудных месторождений в Якутии. Якутск, 1977. С. 54—58. — *Лапаев Г. П.* Бриогеохимический метод поисков рудных месторождений // Особенности геохимических ореолов в зоне криогенеза. Газо-солевые ореолы. Якутск, 1979. С. 44—46. — *Маматкулов У. К.* К использованию мхов в качестве сорбентов тяжелых металлов // Лихеноиндикация состояния окружающей среды. Таллин, 1978. С. 118—120. — *Медведев Ю.* Тот день // Пути в незнаемое. Писатели рассказывают о науке. Сб. 19. М.: Советский писатель, 1986. С. 231—260. — *Муромцев Г. С., Агнистикова В. Н., Лупова Л. М. и др.* Гиббереллиноподобные вещества в папоротниках и мхах // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 5. С. 727—734. — *Новотельнов С. А.* Инструкция по применению сфагна для перевязочных целей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 10 с. — *Рассадина К. А.* О всасывающих, бактерицидных и лечебных свойствах сфагнового мха // Природа. 1947. № 9. С. 54—58. — *Савич-Любицкая Л. И.* Применение сфагнового (торфяного) мха в медицине (краткий исторический очерк) // Природа. 1943. № 4. С. 41—50. — *Ando H.* Bibliography of the use of bryophytes // Hikobia. 1980. Vol. 8, N 3—4. P. 424—448. — *Ando H.* Bryophytes as useful plants // The bryological times. 1982. N 14. P. 1. — *Ando H., Matsuo A.* Applied bryology // Adv. bryol. 1984. Vol. 2. P. 133—224. — *Asakawa Y.* Biologically active substances obtained from bryophytes // J. Hattori Bot. Lab. 1981. N 40. P. 123—142. — *Asakawa Y.* Some biologically active substances isolated from *Hepaticae*: terpenoids and lipophilic aromatic compounds. The world conference of bryology. Tokyo, 1983. Abstracts. P. 45. — *Asakawa Y.* Chemical relationships between algae, bryophytes and pteridophytes // J. bryol. 1986. Vol. 14, pt 1. P. 59—70. — *Asakawa Y., Ourisson G., Aratani T.* Allergy inducing substances of *Frullania* // Miscel. bryol. lichenol. 1976. Vol. 7, N 5. P. 96—99. — *Asakawa Y., Tokunaga N., Toyota M. et al.* Chemosystematics of bryophytes. 1. The distribution of terpenoids in bryophytes // J. Hattori Bot. Lab. 1979. N 40. P. 395—407. — *Banerjee R. D., Sen S. P.* Antibiotic activity of bryophytes // Bryologist. 1979. Vol. 82, N 2. P. 141—153. — *Britton E. G. Climacium dendroides* for millinery // Bryologist. 1902. Vol. 6, N 5. P. 98. — *Clarke C. H.* Bryological millinery // Bryologist. 1902. Vol. 6, N 5. P. 77—78. — *Czarnowska K., Reyment-Grochowska J.* Concentration of heavy metals — iron, manganese, zink and copper in mosses // Acta Soc. Bot. Pol. 1974. Vol. 43, N 1. P. 39—44. — *Flowers S.* Ethnobryology of Gosuite Indians of Utah // Bryologist. 1957. Vol. 60, N 1. P. 11—14. — *Grout A. J.* Mosses in landscape gardening // Bryologist. 1931. Vol. 34, N 5. P. 64. — *Hotson J. W. Sphagnum* as a surgical dressing // Science. N. S. 1918. Vol. 48. P. 203—208. — *Knoche H., Ourisson G., Perold G. W. et al.* Allergenic component of liverwort: a sesquiterpene lacton // Science. 1969. Vol. 166, N 3902. P. 239—240. — *McCleary J. A., Sypherd P. S., Walkington D. L.* Mosses as possible sources of antibiotics // Science. 1960. Vol. 131, N 3393. P. 108. — *McCleary J. A., Walkington D. L.* Mosses and antibiosis // Rev. bryol. lichenol. 1966. T. 34, N 1—2. P. 309—314. — *Nelson T. C., Carpenter J. W. Yr.* The use of moss in the decorative industry // Econom. Bot. 1965. Vol. 19, N 1. P. 70. — *Nichols G. E.* War work for bryologists // Bryologist. 1918. Vol. 21, N 4. P. 53—56. — *Wu P. C.* Some uses of mosses in China // The bryological times. 1982. N 13. P. 5.

Сибирский институт физиологии
и биохимии растений СО АН СССР,
Иркутск.

Получено 17 VI 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.542.1+582.736 (574.4)

Ю. А. Котухов

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДОВ *STIPA* (*POACEAE*) И *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) ИЗ ВОСТОЧНОГО КАЗАХСТАНА

JU. A. KOTUKHOV. SOME NEW TAXA OF THE GENERA *STIPA* (*POACEAE*) AND *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) FROM THE WESTERN KAZAKHSTAN

Описаны новые для науки виды родов *Stipa manrakica* и *Oxytropis bajtulinii* с хр. Манрак (Восточный Казахстан).

При обработке гербарных материалов по родам *Stipa* L. и *Oxytropis* DC. Алтайского ботанического сада АН КазССР и личных сборов (1970—1985 гг.) из Восточного Казахстана выявлено 2 новых вида. Ниже приводятся диагнозы этих видов и сведения об их распространении и условиях местообитания.

Stipa manrakica Kotuch. sp. nov. (sect. Smirnovia Tzvel.). — Planta perennis, caespitosa, 46—54 cm alt.; culmi basi foliorum emortuorum vaginis atrogriseis vestiti, nodis e vaginis exsertis, sub nodis glabri vel plus minusve pilosi. Foliorum radicalium laminae complicatae, 0.2—0.3 mm in diam., extra glabrae rarius plus minusve scabrae ob aculeolos breves, intus dense et breviter pilosae; vaginae foliorum caulinorum glabrae vel plus minusve breviter pilosae, foliorum radicalium breviter et retrorse pilosae; ligulae foliorum radicalium 0.7—1 mm lg., foliorum caulinorum 1—3 mm lg., extra pilosae, apice ciliatae. Panicula contracta, 10—13 cm lg., paucispiculata (spiculis 5—8), subunilateralis, e folii superi vagina paulo dilatata (3—3.5 mm lt.) excerta; glumae 33—49 mm lg., longe acutatae, subaequales, glabrae, laeves; lemmata (cum callo) 12—12.5 mm lg., lineis longitudinalibus pilosis 6, bene separatis; linea pilosa marginalis in 1—1.3 mm a aristae basi terminata; coronula pilorum ad aristae basin bene evoluta; callus dense pilosus, 3 mm lg., arista 16.3—17.5 cm lg., semel geniculate-curvata, in parte superiore arcuate curvata pilis 4—5.5 mm lg., tecta; aristae pars inferior contorta, paulo scabra 3.7—4 cm lg.; antherae 6—6.9 mm lg.

Typus: Kazachstania Orientalis, jugi Manrak pars centralis, locus Sagyndyk Major, in regione montana media, 1100 m supra mare, jugi parvi declivitas occidentalis schistosa, 27 VI 1986, J. Kotuchov (LE).

Affinitas. A specie *S. alaica* Pazij arista longiore (16.3—17.5, non 12—14 cm lg.) et folii caulini supremi vagina paulo dilatata, a specie *S. talassica* Pazij — praesentia coronulae ad aristae basin, forma et longitudine partis superioris aristae (arcuate curvata 12.6—13.5 mm lg., non subrecta 15—17 cm lg.) et callo longiore (3, non 1 mm lg.) differt.

Area geographica. Kazachstania Orientalis, jugum Manrak.

Многолетнее дерновинное растение 46—54 см выс.; стебли у основания одеты темно-серыми влагалищами отмерших листьев с выступающими из влагалищ узлами, под узлами голые или волосистые. Пластинки прикорневых листьев сложенные вдоль, 0.2—0.3 мм в диам., снаружи голые, реже шероховатые от коротких шипиков, внутри густо покрыты короткими волосками; влагалища стеблевых листьев голые или коротковолосистые, прикорневых — коротко

опушены направленными вниз волосками; язычки прикорневых листьев 0.7—1 мм дл., стеблевых — 1.3—3 мм дл., снаружи волосистые, на верхушке реснитчатые. Метелка сжатая, 10—13 см дл., малоколосковая (5—8 шт.), почти односторонняя, выступающая из слабо расширенного (3—3.5 мм шир.) влагалища верхнего листа; колосковые чешуи 33—49 мм дл., длиннозаостренные, почти равные, голые, гладкие; нижние цветковые чешуи (вместе с каллусом) 12—12.5 мм дл. с хорошо обособленными продольными полосками волосков; краевая полоска заканчивается в 1—1.3 мм от основания ости; коронка волосков у основания ости хорошо развитая; каллус густоволосистый, 3 мм дл.; ость 16.3—17.5 см дл., однажды коленчато-согнутая, в верхней дуговидно изогнутой части с волосками 4—5.5 мм дл., нижняя скрученная часть слабошероховатая, 3.7—4 см дл.; пыльники 6—6.9 мм дл.

Тип: Восточный Казахстан, центральная часть хр. Манрак, урочище Большой Сагындык, средний пояс, 1100 м над ур. м., юго-западный щебнистый склон гряды, 27 VI 1986, Ю. Котухов (LE).

Родство. От *S. alaica* отличается более длинной остью (16.3—17.5, а не 12—14 см дл.) и слабо расширенным влагалищем верхнего стеблевого листа (3—3.5, а не 4—5 мм шир.), от *S. talassica* — наличием коронки волосков у основания ости, формой и длиной верхнего колена ости (серповидно изогнутое, 12.6—13.5, а не прямое, 15—17 см дл.) и более длинным каллусом (3 мм, а не 1 мм дл.).

Географическое распространение. Восточный Казахстан, хр. Манрак. Известен только с указанного местообитания. Вероятно, узкий эндемик хр. Манрак. Возможно, имеет гибридное происхождение, являясь межсекционным гибридом *S. caucasica* Schmalh. s. l. × *macroglossa* P. Smirn.

Oxytropis bajtulinii Kotuch. sp. nov. (sect. Xerobia Bunge). — Planta perennis densicaespitosa acaulis griseoviridis; stipulae ovatae, alte adnatae, albopilosae. Folia 6—9.5 cm lg.; petioli laminis parum longiores, rudes, persistentes; folia 2—3-juga, lanceolata, 12—18 mm lg., 2.5—4 mm lt., utrinque semiappresse et albo-pilosa, marginibus deorsum revoluta. Pedunculi foliis longiores vel subaequales; racemi abbreviati, ovali-ovati, laxi, pauciflori (flores in numero 2—5). Calyx tubuloso-campanulatus, albo-pilosus, 11—12 mm lg.; dentibus tubo 2.6—3.4-plo brevioribus. Corolla atro-lutea. Vexillum 18 mm lg.; vexilli lamina 10—11 mm lg., ovali-oblonga, apice rotundata; carina vexillo 4—5 mm brevior, rostro 2—3 mm lg; vexillo breviores. Legumina ovalia, 14—15 mm lg., 7—9 mm lt., dehiscentia, coriacea, longe (et semiappresse) albopilosa, rostro falcate deorsum curvato 5—7 mm lg., sutura seminifera valde intrusa.

Typus: Kazachstania Orientalis, pars centralis jugi Manrak, locus Kyzylkain, 800 m supra mare, declivitas austro-orientalis minute schistosa, 6 VIII 1982, J. Kotuchov (LE).

Affinitas. A specie proxima *O. pseudofrigida* Saposhn. foliis 2—3, non 6—8 jugis, racemis 2—5-floris et corollae colore differt.

Area geographica. Kazachstania Orientalis, jugum Manrak.

Плотнодерновинное бесстебельное, серовато-зеленое многолетнее растение с сильно развитым каудексом; прилистники яйцевидные, высоко прирастающие к черешку, беловолосистые. Листья 6—9.5 см дл.; черешки их несколько длиннее пластинок, грубые, остающиеся; листочки 2—3-парные ланцетные, 12—18 мм дл., 2.5—4 мм шир., с обеих сторон полуприжатые и беловолосистые, по краю вниз завернутые. Цветоносы длиннее листьев или почти равны им; кисти укороченные, овально-яйцевидные, рыхлые, малоцветковые (с 2—5 цветками). Чашечка трубчато-колокольчатая, беловолосистая, 11—12 мм дл., с зубцами в 2.6—3.4 раза короче трубочки. Венчик темно-желтый. Флаг 18 мм дл.; отгиб его 10—11 мм дл., овально-продолговатый, на верхушке закругленный; лодочка на 4—5 мм короче флага, с остроконечием 2—3 мм дл., крылья короче флага. Бобы овальные, 14—15 мм дл., 7—9 мм шир., раскры-

вающиеся, кожистые, длинно-полуприжатобеловолосистые, с серповидно загнутым вниз носиком 5—7 мм дл., с сильно вдавленным в полость брюшным швом.

Тип: Восточный Казахстан, центральная часть хр. Манрак, уроч. Кызыл-Каин, 800 м над ур. м., юго-восточный мелкощебнистый склон, 6 VIII 1982, Ю. Котухов (LE).

Паратипы (paratypi). Хр. Манрак: с. Шиликты, вершины предгорных гряд, 700 м, 30 VIII 1975, Ю. Котухов (AA); ур. Туюк, юго-восточный щебнистый микросклон, 1200 м, 3 VIII 1982, Ю. Котухов.

Родство. От близкого вида *O. pseudofrigida* Saposhn. отличается листьями с 2—3 (а не 6—8) парами листочков, кистями с 2—5 цветками и окраской венчика.

Географическое распространение. Восточный Казахстан, хр. Манрак.

Вид назван по имени известного биолога Казахстана — Исы Омаровича Байтулина.

Автор искренне благодарит Н. Н. Цвелева и Р. В. Камелина за уточнение определений.

Алтайский ботанический сад АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 13 VI 1988.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9 : 582.955.2 (479.25)

Э. Ц. Габриэлян, А. Л. Тахтаджян

О НАХОДКЕ *ACANTHUS DIOSCORIDIS* (*ACANTHACEAE*) В АРМЕНИИ

E. Ts. GABRIELIAN, A. L. TAKHTAJAN. ON THE FINDING OF *ACANTHUS DIOSCORIDIS* (*ACANTHACEAE*) IN ARMENIA

Впервые на территории Армении обнаружен *Acanthus dioscoridis*, который является новым видом, родом и семейством не только для Кавказа, но и для всего Советского Союза.

Еще в 1934 г. в 4-м томе первого издания «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейм предположил, что *Acanthus dioscoridis* L. (pro *A. raddei* Trautv.) может быть найден где-либо в пределах Кавказа, поскольку он встречается на территории восточной Анатолии недалеко от нашей границы.

Предположение Гроссгейма недавно полностью подтвердилось. *Acanthus* был обнаружен не так далеко от г. Еревана на отрогах Гегамского хребта, опоясывающего с юго-запада оз. Севан, специалистом по химии лекарственных растений М. Н. Никищенко и передан нам для идентификации.

Нами была совершена поездка 29 VI 1988 на место произрастания этого вида. Оно находится в Абовянском р-не, в 18 км от с. Котайк, у подножья горы Адис, в 6 км к северо-востоку от с. Зовашен. Это необычайно эффектное декоративное растение нами определено как *A. dioscoridis* L. var. *dioscoridis*.

Среди невысоких каменистых холмов, на высоте около 2000 м над ур. м., в понижениях и реже среди нагромождений скал и камней, *A. dioscoridis* образует небольшую, всего лишь около 1 га, популяцию. Окружающая растительность представляет собой субальпийский вариант разнотравной горной степи. Растет *A. dioscoridis* в относительно влажных условиях одиночно или группами. Эффектно выделяются густые довольно длинные верхушечные соцветия с крупными пурпурными цветками (см. рисунок).

Ареал *A. dioscoridis* охватывает Ливан (откуда описан), восточную Анатолию, северный Ирак, западный Иран. В восточной Анатолии географическое распространение этого вида приурочено в основном к Армянскому нагорью и на юго-востоке — к Хаккяри. Ближайшие к Армении местонахождения — Эрзурум, Муш и Битлис (к северу и западу от оз. Ван), а также в северо-западном Иране.

В заключение остается добавить, что вокруг этой единственной популяции *A. dioscoridis* простираются многочисленные посевы зерновых. Не исключено, что раньше на местах этих посевов также можно было встретить этот вид. Существует реальная угроза исчезновения последней популяции вида при распашке этой небольшой территории. Необходимо организовать дальнейшие тщательные поиски новых популяций. Даже если они увенчаются успехом, то все равно это прекрасное растение останется одним из редчайших видов флоры СССР, заслуживающих особых мер защиты.



Acanthus dioscoridis.

Несколько экземпляров растений пересажены нами на участок армянской флоры Ереванского ботанического сада, что явится дополнительной мерой для сохранения *A. dioscoridis*.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 20 X 1988.

УДК 581.9 (470.13)

Бот. журн., т. 74, № 3

К. А. Волотовский

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЯКУТИИ

K. A. VOLOTOVSKY. FLORISTIC FINDINGS IN THE SOUTH-EASTERN YAKUTIYA

Сообщаются сведения о 77 видах сосудистых растений, редких для флоры Якутии. 23 вида приводятся для республики впервые. Для 21 вида выявлены границы распространения. Делается вывод о необходимости создания заповедника на базе государственного заказника «Большое Токо».

Исследования проводили в 1987 г. на северном макросклоне хр. Токинский Становик и на прилегающей части Алданского нагорья в пределах государственного (РСФСР) заказника «Большое Токо». На этой территории площадью около 100 тыс. га выявлено более 500 видов сосудистых растений, из которых 23 вида оказались новыми для флоры Якутии и 54 вида — редкими. Материал хранится в Гербарии Института биологии ЯФ СО АН СССР (г. Якутск), часть дублетов передана в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Автор благодарен Т. В. Егоровой, Л. И. Малышеву и В. В. Петровскому за уточнение определений некоторых видов. Названия таксонов даны в соответствии со сводкой С. К. Черепанова (1981), кроме тех, которые изменены во «Флоре Сибири» (1987).

В тексте приняты сокращения: «Ун.» — уникальное, растение найдено единственный раз; «В.» — приводится для Якутии впервые; «Б. м.» — ближайшее местонахождение вида. Для видов, занесенных в «Красную книгу Якутской АССР» (1987) указывается категория редкости: II — уязвимые; III — редкие («б» — эндемики Северо-Востока СССР; «в» — виды с широким ареалом, но редкие на всем протяжении ареала или на большей его части; «г» — редкие только в Якутии); IV — неопределенные (требующие проверки).

1. *Dryopteris austriaca* (Jacq.) Woynar ex Schinz. et Thell. Нередок на хорошо увлажненных и дренированных участках под скалами близ верхней границы леса, на опушках каменноберезовых лесов, в составе субальпийских лугов; иногда образует небольшие по площади чистые заросли; 1200—1710 м абс. выс. Известен в Якутии только из окрестностей оз. Токо по сборам Л. Н. Тюлиной (1956) и нашим. Северная граница ареала. Б. м. — истоки р. Зеи (Шлотгауэр и др., 1980) и хр. Кондер (Харкевич и др., 1983). IV.

2. *Cryptogramma raddeana* Fomin. Редко на каменистых, достаточно увлажненных склонах среди разреженного разнотравья в подгольцовом поясе; 1600—1700 м абс. выс. Впервые был найден в Якутии на аналогичных местообитаниях в Западном Верхоянье (Волотовский, 1987). Б. м. — истоки р. Зеи (Шлотгауэр и др., 1980).

3. *Polypodium virginianum* L. В аянском ельнике гилокомиевом на замшелом валуне (Ун.). В Якутии был известен из 3 точек южнее 60° с. ш. IIIг.

4. *Botrychium lanceolatum* Ångstr. Раскорчеванный участок надпойменной террасы р. Мулам близ метеостанции Токо (Ун.). Б. м. — хр. Джугджур (Харкевич и др., 1983). В.

5. *Diphasiastrum alpinum* (L.) Holub. Обычен, хотя и в малом обилии, в кедровостланиках и горных тундрах. В Якутии известен с Верхоянского хребта и гор в бассейне р. Алдана. IIIг.

6. *Huperzia selago* (L.) Bernh. ex Schrank et Mart. Редко в аянских ельниках. Все сборы баранца из Якутии относятся к *H. arctica* (Tolm.) Sipl. У нас произрастают оба вида, причем *H. selago* встречается редко и только в ельниках, а *H. arctica* — во влажных горных тундрах, где довольно обычен. В подгольцовых кедровостланиках найден экземпляр с промежуточными признаками. Б. м. — истоки р. Зеи. Северная граница ареала в континентальной части Азии. В.

7. *Isoëtes asiatica* (Makino) Makino. Мокрая песчано-илистая отмель и прибрежное мелководье залива оз. Б. Токо (Ун.). Б. м. — Приморье (Ворошилов, 1982). Очень редкий вид, занесенный в «Красную книгу СССР» (1984). Западная граница ареала. В.

8. *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr. Образует чистые, реже смешанные насаждения на хорошо увлажненных и дренированных, обычно крутых склонах разных экспозиций. Составляет верхнюю границу леса (1300—1350 м абс. выс.), группы деревьев поднимаются по днищам трогов до 1540 м абс. выс. Сведения о том, что ельники встречаются в истоках р. Зеи до 1700 м абс. выс. (Шлотгауэр и др. 1980), кажутся сомнительными. Обычен почти по

всему Алданскому нагорью, но избегает карбонатных пород (Тюлина, 1962). IIIг.

9. *Potamogeton subsibiricus* Hagstr. Старица в низовьях р. Утука на глубине 10—20 см (Ун.). Один из наименее изученных видов рдеста. Изучаемые нами растения имеют признаки, промежуточные с близким, еще более редким видом — *P. sibiricus* A. Benn. Б. м. — Чукотка (Хохряков, 1985). В.

10. *Calamagrostis korotkyi* Litw. subsp. *turczaninowii* Tzvel. Изредка в таежном поясе на сухих скалах световых экспозиций. Встречается редко на юге Якутии.

11. *Festuca chionobia* Egor. et Sipl. Изредка и необильно в разных типах тундр; 1650—2100 м абс. выс. По песчаным поймам рек иногда спускается в таежный пояс. Северо-восточная граница ареала. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

12. *Ptilagrostis alpina* (Fr. Schmidt) Sipl. Филлодоцево-моховая тундра, 1650 м абс. выс. (Ун.). Северная граница ареала. На восток продвигается до Южного Джугджура. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

13. *Eriophorum humile* Turcz. ex Steud. Обычен на высокогорных сфагновых болотах и в переувлажненных тундрах; 1690—1760 м абс. выс. Северная граница ареала. На востоке доходит до Южного Джугджура, Камчатки (Эндемичные. . ., 1974). Б. м. — истоки р. Зеи. В.

14. *Scirpus maximowiczii* Clarke. Изредка у наледей — на песчаной пойме, в трещинах скал; 980—1660 м абс. выс. На высокогорных болотах не найден. В Якутии редок, известен с хребтов Черского, Сунтар-Хаята, Южного Верхоянья. Б. м. — истоки р. Зеи.

15. *Carex kreczetoviczii* Egor. Заболоченный осоково-вейниковый луг на днище трога близ верхней границы леса; 1530 м абс. выс. (Ун.). Очень редкий вид. Б. м. — Северное Прибайкалье, Охотское побережье. В.

16. *C. livida* Wahlenb. Обычен, массово на осоково-дрепанокладусовых низинных болотах Алданского нагорья. В Якутии приводился для р. Вилюя (Определитель. . ., 1974). Однако в Гербариях Института биологии (г. Якутск) и Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) этого образца нет, в других литературных источниках эта точка не указана. Ареал вида резко дизъюнктивен. В промежутке от р. Верхний Пур (Западная Сибирь, Ун.) до Дальнего Востока (Камчатка, Курильские острова) отмечен не был (Арктическая. . ., 1966). Б. м. — Приморье, Тернейский р-н (Ворошилов, 1982). В.

17. *C. malyschevii* Egor. Редко на скалах с выходами кальцифиров и в моховых лиственничниках у их подножия; 1100—1250 м абс. выс. Б. м. — Становое нагорье (Высокогорная флора. . ., 1974); известен также в Магаданской обл., где на карбонатных породах довольно обычен. В.

18. *C. paupercula* Michx. Обычен, массово на осоково-дрепанокладусовых низинных болотах вместе с *C. limosa* L. Отмечен до 1525 м абс. выс. В Якутии известен только из окрестностей оз. Б. Токо. Б. м. — бассейн р. Амура, Становое нагорье (Иванова, Чепурнов, 1983).

19. *Allium maximowiczii* Regel. Обычный массовый вид на сырых песчаных берегах озер Б. Токо, М. Токо. Выше 915 м абс. выс. не отмечен. В Якутии известно 3 местонахождения на реках Алдане и Витиме. Близкий вид *A. schoenoprasum* L., приводящийся для высокогорий в истоках р. Зеи (Шлотгауэр и др., 1980), у нас не встречен.

20. *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl. Очень редко среди лугового разнотравья в поймах рек Алданского нагорья. В Якутии нередок в бассейне р. Лены. II.

21. *Streptopus streptopoides* (Ledeb.) Frie et Rigg. Обычен в каменноберезовых лесах, аянских ельниках, в моховых лиственничниках близ верхней границы леса. Нередко встречается в подгольцовых ивняках до 1700 м абс. выс. В Якутии произрастает на Алданском нагорье и Становом хребте. IIIг.

22. *Iris laevigata* Fisch. et Mey. Обычен на осоково-дрепанокладусовых низинных болотах, вдоль заболоченных берегов озер в таежном поясе (выше

1000 м абс. выс. не отмечался). В аналогичных местообитаниях в Якутии нередок. II.

23. *Platanthera tipuloides* (L. fil.) Lindl. Нередок на переходных и низинных болотах таежного пояса (выше 920 м абс. выс. не встречен). В Якутии известен из 2 точек на юге. IIIв.

24. *Salix arctica* Pall. Довольно обычен в моховых тундрах; 1700—2000 м абс. выс. В Якутии редок Б. м. — истоки р. Зеи.

25. *S. cardiophylla* Trautv. et Mey. На Становом хребте указывался до 600—700 м абс. выс. (Скворцов, 1968). У нас изредка встречается на галечниковой пойме рек и в составе пойменных аянских ельников, но более обычен на крупноглыбовом аллювии в верхнем течении рек, где растет группами или единичными деревьями до 10—12 м выс. Здесь он сменяет чозению, распространенную в низкой пойме ниже по течению. Отмечен до 1400 м абс. выс. В Якутии известен из устья р. Учура и окрестностей пос. Нагорного. IIIв.

26. *S. divaricata* Pall. Обычен, массово вдоль эрозионных рытвин в подгольцовом поясе, заходит и в тундру (до 1800 м абс. выс. и более). В Якутии известен на юге от р. Витима до р. Алдана. IIIг.

27. *S. tschuktschorum* A. Skv. Нередок в щебнистых тундрах. Для Станового хребта ранее не приводился. Южная граница ареала. Б. м. — Юдомо-Майский хребет, северный Джугджур (Скворцов, 1968).

28. *S. turczaninowii* Laksch. Обычен, массово на моховых нивальных луговинах от верхней границы леса до 2000 м абс. выс. и более. В Якутии известен со Станового хребта и Алданского нагорья. IIIг. Близкий вид *S. polaris* Wahlenb., отмеченный в истоках р. Зеи, нами не найден.

29. *Betula lanata* (Regel) V. Vassil. Образует коренные леса на верхней границе леса на крутых, хорошо увлажненных и дренированных склонах. Обычен как примесь в аянских ельниках; 1270—1350 м абс. выс. Отдельные деревья встречаются до 1680 м абс. выс. В Якутии обычен на Становом хребте и Алданском нагорье, на север доходит до южных отрогов Верхоянского хребта (64° с. ш.).

30. *Polygonum ajanense* (Regel et Til.) Grig. Изредка в дриадово-лишайниковых и щебнистых тундрах. В Якутии известен только с низовьев р. Лены. Б. м. — истоки р. Зеи. IIIг.

31. *Rheum compactum* L. Обычен в сырых, но достаточно дренированных лиственничниках и ельниках, наиболее обилен вдоль ручьев в таежном поясе. В Южной Якутии нередок, на север распространен до р. Томпо и верховий р. Индигирки (оз. Лабынкыр). II.

32. *Claytonia eschscholtzii* Cham. Редко, единичными экземплярами в разных типах тундр на влажных участках. В Якутии известен с хребтов Верхоянского и Черского. Б. м. — истоки р. Зеи. IIIг.

33. *Gastrolychnis saxatilis* (Turcz. ex Fisch. et Mey.) Peschkova. Редко на сухих скалистых склонах в таежном поясе. В Якутии несколько местонахождений в бассейнах рек Лены, Вилюя, Алдана. IIIв.

34. *Stellaria umbellata* Turcz. ex Kar. et Kir. Изредка на сырых берегах ручьев с несомкнутой растительностью. Южная граница ареала в Дальневосточном секторе. В Якутии известен с хр. Черского.

35. *Nymphaea tetragona* Georgi. Оз. Окуневое (восточный берег оз. Б. Токо. Ун.). В Якутии довольно обычен. II.

36. *Aquilegia amurensis* Kom. Нередко на каменистых участках субальпийских лугов, в трещинах скал, преимущественно близ верхней границы леса и в подгольцовом поясе. В Якутии известен с Алданского нагорья. IIIг.

37. *Callianthemum isopyroides* (DC.) Witas. Редко в составе субальпийских лугов, на сырых каменистых участках в подгольцовом поясе. В Якутии известен только на кембрийских известняках Алданского нагорья. Б. м. — истоки р. Зеи. IIIв.

38. *Paraquilegia microphylla* (Royle) J. Drumm. et Hutch. Трещины в скальной стене кара; 1800—1950 м абс. выс. (Ун.). Северная граница ареала. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

39. *Pulsatilla ajanensis* Regel et Til. Изредка на щебнистых участках тундр, каменистых участках среди субальпийских лугов, а также на разнотравно-овсяницевом лугу близ метеостанции Токо. В Якутии известен с Алданского нагорья. IIIв.

40. *Corydalis paeonifolia* (Steph.) Pers. Нередко в каменноберезовых разнотравных лесах, моховых лиственничниках, преимущественно близ верхней границы леса. Распространен в Южной Якутии, по правобережью р. Алдана доходит до Южного Верхоянья. II.

41. *C. pauciflora* (Steph.) Pers. Изредка вдоль ручьев в подгольцовом и в нижней части гольцового поясов. Северо-восточная граница ареала. Далее к востоку и северу замещается близким видом — *C. arctica* M. Pop. B.

42. *Papaver nivale* Tolm. Карнизы на скальной стенке кара; 1800—2000 м абс. выс. Юго-западная граница ареала. В Якутии известен с хребтов Верхоянского и Черского. Б. м. — истоки р. Зеи. IIIб.

43. *Braya siliquosa* Bunge. Трещины скал с выходами кальцифиров; 1250 м абс. выс. (Ун.). Известно 4 местонахождения на северо-западе Якутии и в низовьях р. Лены. IIIв.

44. *Subularia aquatica* L. Мокрая песчано-илистая отмель в заливе оз. Б. Токо (Ун.). Б. м. — юго-западная часть Станового нагорья (Иванова, Чепурнов, 1983), Камчатка, Курильские острова. В.

45. *Drosera anglica* Huds. Обычен на низинных осоково-дрепанокладусовых болотах Алданского нагорья. Известно несколько местонахождений на западе и юге Якутии. IIIв.

46. *Rhodiola quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey. Изредка в щебнистых тундрах, трещинах скал в гольцовом поясе до 2100 м абс. выс. В Якутии редко на Алданском нагорье. IIIв.

47. *R. rosea* L. s. str. Обычен на субальпийских лугах, в сырых трещинах скал в подгольцовом поясе; нередко обилен. Повсеместно в горах Якутии. II.

48. *Chrysosplenium saxatile* Khokhr. Карнизы скальной стенки кара; 1850—2000 м абс. выс. (Ун.). Юго-западная граница ареала. В Якутии очень редко на хр. Черского. IIIб.

49. *Saxifraga algisii* Egor. et Sipl. Довольно обычен на сухих скалах в таежном поясе, на щебнистых участках тундр; отмечен до 1890 м абс. выс. В Якутии указывался для Станового хребта и Алданского нагорья (Эндемичные. . ., 1974). На востоке доходит до хр. Джугджур (Харкевич и др., 1983).

50. *S. cismagadanica* Malysch. Карнизы скальной стены кара; 1850—2000 м абс. выс. (Ун.). Этот недавно описанный вид известен пока только в Якутии (Южное Верхоянье: верховья рек Дулгалаах, Келе; хребты Сетте-Дабан, Сунтар-Хаята, Токинский Становик). В. В. Петровский отождествляет этот вид с *S. lyallii* Engler subsp. *hultenii* Calder et Savile с северо-запада Северной Америки (устное сообщение).

51. *S. melaleuca* Fisch. ex Spreng. Изредка вдоль берегов ключиков и на сырых скалах в гольцовом поясе; 1750—1890 м абс. выс. Северо-восточная граница ареала. Б. м. — Становое нагорье. В.

52. *S. merkii* Fisch. ex Sternb. Обычен на сырых берегах ручьев и рек, на нивальных луговинах в подгольцовом и нижней части гольцового поясов. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

53. *S. nudicaulis* D. Don subsp. *soczavae* Rebr. Изредка на сырых песчаных поймах рек, береговых обрывах, сыром мелкоземе у ручьев в таежном поясе. В Якутии редко на юге. IIIг.

54. *S. staminosa* Schlothgauer et Worosch. Редко на сырых скалах с выходами кальцифиров или мраморов в верхней части таежного пояса. Северо-западная граница ареала. Эндемик хр. Токинский Становик, известный только

с р. Маи Половинной (Ворошилов, Шлотгауэр, 1972), верховий р. Учур (Шлотгауэр, 1986б) и истоков р. Зеи (Б. м.). В.

55. *S. tilingiana* Regel et Til. Редко на сырых скалах в верхней части таежного пояса. Северо-западная граница ареала. Известен из окрестностей с. Аян (locus classicus), с гор Удско-Селемджинского междуречья (Шлотгауэр, 1986а), долин рек Зеи, Туксани (Б. м.), Тыркана, Учура, Уяна. В.

56. *Ribes procumbens* Pall. Редко в сырых моховых лиственничниках вдоль ручьев на Алданском нагорье. В Якутии распространен на юге. II.

57. *Dryas punctata* Juz. s. str. На северо-востоке Азии тундры с доминированием этого вида распространены очень широко на сухих, малоосneженных, обдуваемых, часто каменистых или щебнистых местообитаниях. В Якутии активность вида относительно низкая. Встречается преимущественно на склонах теневых экспозиций в моховых тундрах на холодных почвах с близким залеганием многолетней мерзлоты. Бóльшую активность проявляет в Якутии *D. ajanensis* Juz. s. str., распространенный на местообитаниях, типичных для *D. punctata* в основной части его ареала.

58. *Padus avium* Mill. Обычен в пойменных лесах до 1100 м абс. выс. В Якутии обычен в бассейне р. Лены. II.

59. *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht. Трещины скал близ вершины гребня цирка; 1980—2100 м абс. выс. (Ун.). Ареал этого вида имеет широкую дизъюнкцию примерно в 2500 км от Станового нагорья до южных отрогов Чукотского нагорья. Наша точка находится почти посредине этого разрыва. В.

60. *Sanguisorba parviflora* (Maxim.) Takeda. Несколько хорошо развитых экземпляров найдены на вейниковом лугу близ метеостанции Токо (Ун.). У нас, возможно, заносный, но вполне натурализовавшийся вид. Северная граница ареала. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

61. *Sibbaldia procumbens* L. Изредка, необильно в тундрах, преимущественно на хорошо увлажненных пятнах мелкозема с разреженной растительностью. Б. м. — хр. Улкан, юго-западная часть хр. Джугджур, г. Облачный голец (северо-восточная граница ареала). В.

62. *Sorbaria pallasii* (G. Don. fil.) Pojark. Обычен в составе разных типов тундр, на субальпийских лугах, сухих каменистых склонах в верхней части таежного пояса. Изредка на песчаных береговых валах оз. Б. Токо. В Якутии известен только на Алданском нагорье и Становом хребте. IIIг.

63. *Oxytropis dorogostajskyi* Kuzen. Редко на песках поймы р. Утука (locus classicus). Эта высокогорная раса *O. leucantha* s. l. (Арктическая флора. . ., 1986) известна также из двух точек на восточном макросклоне хр. Джугджур (Харкевич и др., 1983). Б. м. — истоки р. Зеи.

64. *Oxalis acetosella* L. Изредка в аянских ельниках. В Якутии известен из 1 точки на р. Алдане. IIIг.

65. *Angelica saxatilis* Turcz. ex Ledeb. Обычен по каменистым берегам рек, на субальпийских лугах. В Якутии известен с гольца Эвота на Алданском нагорье. IIIг.

66. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don. Широко распространенный, активный вид в моховых тундрах Северо-Восточной Азии. У нас встречается редко, единично в сырых тенистых замшелых трещинах скал или в небольшом обилии в моховых тундрах на склонах теневых экспозиций (в этом отношении сходен с *Dryas punctata*). Гораздо более активен у нас *Gassiope ericoides* (Pall.) D. Don. Юго-восточная граница ареала проходит в истоках р. Зеи.

67. *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab. Нередок, обилен в моховых тундрах с повышенной оснеженностью и увлажненностью (летом). Встречается также на днищах трогов в лиственничниках близ верхней границы леса (около 1460 м абс. выс.), где растет на сфагновых мхах. В Якутии известен только с хр. Токинский Становик. Б. м. — истоки р. Зеи. IIIг.

68. *Rhododendron aureum* Georgi. Активный ценозообразователь в подгольцовом и нижней части гольцового пояса. Выше и ниже этой полосы доля вида в сложении фитоценозов несколько снижается, но также обычен, нередко доминирует в кустарниковом ярусе; (1000) 1450—1750 (2050) м абс. выс. Распространен в горах Южной Якутии, в верхнем течении р. Индигирки. II.

69. *R. redowskianum* Maxim. Содоминант кустарничковых тундр. В Якутии встречается от Станового хребта по горам правобережья р. Алдана до Южного Верхоянья. IIIв.

70. *Gentiana glauca* Pall. Очень редко на сырых замшелых скалах в подгольцовом и нижней части гольцового пояса. Известно несколько местонахождений в тундровой зоне, горах северо-востока и юга Якутии. IIIг.

71. *Dracocephalum stelleranum* Hiltenbr. Редко в низкой пойме рек Утука, Ивака; в трещинах скал с выходами кальцифиров в таежном поясе. В Якутии нередок. IIIв.

72. *Pedicularis adunca* Bieb. ex Stev. Осоково-сфагновое переходное болото на берегу старицы в дельте р. Утука; 904 м абс. выс. (Ун.). Известен с юга Якутии и бассейна р. Индигирки. IIIг.

73. *Pinguicula algida* Malysch. Редко на сырых замшелых скалах, сырых пятнах мелкозема в тундровом поясе. Юго-восточная граница ареала. В Якутии очень редко на хр. Хараулах (Эндемичные. . ., 1974) и хр. Черского (Хохряков, 1985). Б. м. — Становое нагорье.

74. *Adenophora tetraphylla* (Thunb.) Fisch. Единственный экземпляр найден на овсяницевом лугу близ метеостанции Токо. Очевидно, заносное, не натурализовавшееся растение, так как в конце августа находилось в фазе бутонизации. Северная граница ареала проходит значительно южнее (Зейский заповедник: Губанов и др., 1981). В.

75. *Leontopodium antennarioides* Socz. Изредка в сухих дриадовых, кустарничковых тундрах, преимущественно на анортозитах, кальцифирах; 1700—2100 м абс. выс. Северо-западная граница ареала. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

76. *Ligularia sibirica* (L.) Cass. Обычен на субальпийских лугах, в подгольцовых ивняках; 1350—1590 м абс. выс. В таежном поясе встречается крайне редко в пойменных лиственничниках. В Якутии был известен по старым сборам с р. Олекмы. Б. м. — истоки р. Зеи. IV.

77. *Saussurea congesta* Turcz. subsp. *poljakowii* (Glehn) Lipsch. Редко на щебнистых и мелкоземистых участках среди курумников в тундровом поясе. Впервые отмечен для Якутии на аналогичных местообитаниях в Западном Верхоянье (Волотовский, 1987). Б. м. — истоки рек Зеи, Оконона, Тока, Туксани.

78. *S. schanginiana* (Wydl.) Fisch. ex Herd. Скалы с выходами кальцифиров; 1200 м абс. выс. (Ун.). В Якутии очень редко в горах на северо-востоке республики. Б. м. — Становое нагорье. IIIг.

79. *Senecio subfrigidus* Kom. Нередко, но в малом обилии в разных типах тундр. Изолированное местонахождение к юго-западу от основной части ареала. Б. м. — истоки р. Зеи. В.

Все виды, указанные для Якутии впервые, а также *Cryptogramma raddeana*, *Stellaria umbellata*, *Allium maximowiczii*, *Saxifraga cismagadanica*, *Oxytropis dorogostajskyi* должны быть занесены в «Красную книгу Якутской АССР». Находка *Potentilla biflora*, *Carex malyschevii*, *Saussurea schanginiana* подтверждает важную роль Станового хребта как моста, по которому происходил обмен между горными флорами Северо-Восточной Азии и Южной Сибири. Миграции флор в плейстоцене происходят как в направлении с юго-запада на северо-восток (Малышев, 1976), так и в обратном (*Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Salix sphenophylla* A. Skvorts., *Betula lanata*, *Saxifraga merkii*, *Angelica saxatilis* и другие, в основном доходящие на запад до Северного Прибайкалья).

Значительное богатство флоры заказника «Большое Токо», ее высокая насыщенность редкими видами, особенности растительности, интересная фауна

(здесь обитают редкие виды зверей и птиц: снежный баран, кабарга, дикуша, черный аист и другие, нерестятся ценные промысловые рыбы), наконец, исключительно живописный ландшафт делают целесообразным и даже необходимым перевод этого уникального уголка Якутии в статус заповедника. Площадь заповедной территории следует увеличить.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1966. Вып. 3. 174 с.; 1986. Вып. 9, ч. 2. 188 с. — *Волотовский К. А.* Редкие виды сосудистых растений Усть-Вилюйского заказника и их охрана // Изучение, охрана и рациональное использование природных ресурсов. Уфа: Изд-во БНЦ УО АН СССР, 1987. С. 63. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н., Шлотгауэр С. Д.* Новая камнеломка с хребта Джугджур // Бюл. Гл. бот. сада АН СССР. 1972. Вып. 85. С. 45—46. — *Высокогорная* флора Станового нагорья. Новосибирск: Наука, 1974. 272 с. — *Губанов И. А., Игнатов М. В., Новиков В. С. и др.* Сосудистые растения // Флора и растительность хребта Тукурингра. М.: Изд-во МГУ, 1981. С. 86—166. — *Иванова М. М., Чепурнов А. А.* Флора западного участка районов освоения БАМ. Новосибирск: Наука, 1983. 223 с. — *Красная* книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 478 с. — *Красная* книга Якутской АССР. Новосибирск: Наука, 1987. 247 с. — *Малышев Л. И.* Генезис высокогорных флор Сибири // Изв. СО АН СССР. 1976. Сер. биол. наук. Вып. 2. С. 47—55. — *Определитель* высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974. 544 с. — *Скворцов А. К.* Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с. — *Тюлина Л. Н.* На озере Токо и северном склоне Станового хребта // Академику В. Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения. М.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 558—572. — *Тюлина Л. Н.* Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 147 с. — *Флора* Сибири. *Araceae—Orchidaceae.* Новосибирск: Наука, 1987. 248 с. — *Харкевич С. С., Буч Т. Г., Якубов В. В. и др.* Материалы к изучению флоры Аяно-Майского района Хабаровского края // Нов. сист. высш. раст. 1983. Т. 20. С. 203—224. — *Хохряков А. П.* Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Шлотгауэр С. Д.* Состояние редких и эндемичных видов высокогорной флоры Приамурья // Ботаника, физиология и биохимия растений, кормопроизводство: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1986а. Вып. 2. С. 89—90. — *Шлотгауэр С. Д.* Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Нов. сист. высш. раст. 1986б. Т. 23. С. 263—270. — *Шлотгауэр С. Д., Готванский В. И., Коркишко Р. И.* Флора и ландшафты Токинского Становика // Комаровские чтения. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. Вып. 33. С. 3—42. — *Эндемичные* высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1974. 336 с.

Институт биологии ЯФ СО АН СССР,
Якутск.

Получено 22 VI 1988.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.524.34 (211.7)

Н. В. Матвеева

ОБЩИЕ ТЕНДЕНЦИИ АНТРОПОГЕННЫХ ИЗМЕНЕНИЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ

N. V. MATVEYEVA. COMMON TRENDS IN ANTHROPOGENIC CHANGES OF TUNDRA VEGETATION

Состав и структура растительного покрова при антропогенных нарушениях зависят от характера нарушения, длительности действия фактора, степени нарушенности, времени восстановления, ресурсов местной флоры. Многообразие факторов приводит к множественности конкретных путей восстановления покрова, но есть и общие тенденции для тундровой зоны. Восстановление покрова повсеместно происходит за счет ресурсов местной флоры. Активное участие в сукцессии принимают около 30—40 видов, характерных в естественных условиях для эродированных участков и зоогенных биотопов. Если естественный покров уничтожается полностью, то состав и структура восстановленного покрова резко от него отличны: тундры сменяются лугами. Антропогенные луга продуктивнее, чем зональные тундры и естественные тундровые луга. Они устойчивы и сохраняются десятки лет. Луговая стадия после нарушения зональных тундровых сообществ аналогична таковой в умеренных районах на месте сведенных лесов. Тундровый биом — хорошая модель для изучения путей формирования нового типа сообществ, происходящего впервые в истории существования данного типа биоты, а также для понимания особенностей видов, способных выполнять специфическую функцию.

Состав и структура растительного покрова, а также скорость восстановления в местах его антропогенных нарушений в пределах тундровой зоны зависят от ряда факторов: характера нарушения, длительности действия вызвавшего его фактора, степени нарушенности, времени, прошедшего с момента прекращения действия фактора, т. е. времени восстановления, ресурсов местной флоры, обусловленных зональным и региональным положением территории (Матвеева и др., 1973; Druzhinina, Zharkova, 1979; Matveyeva, 1979; Yurtsev, Korobkov, 1979; Дружинина, 1981, 1985; Коробков, 1985; Матвеева, Заноха, 1986). Многообразие этих факторов и их сочетаний приводит к множеству конкретных путей восстановления нарушенного покрова, но общие тенденции в этом процессе для тундровой зоны в целом тем не менее прослеживаются.

Восстановление покрова повсеместно проходит за счет ресурсов местной флоры. Хотя в окрестностях крупных поселков и городов на юге тундровой зоны число заносных видов (антропохоров) может быть достаточно большим (например, около 90 в районе Воркуты), их роль в сукцессиях невелика (Дорогостайская, 1972; Дружинина, 1981, 1985). Пути проникновения антропохоров в тундровую зону различны: преднамеренный завоз культивируемых видов и непреднамеренный (с фуражом, посевным материалом, пищевыми продуктами). Лишь очень немногие антропохоры способны прижиться в Арктике на значительный срок. Чаще всего они существуют некоторое время в отдельных биотопах, обычно не давая полноценных семян, а затем исчезают. Только в самых южных районах тундровой зоны происходит натурализация небольшого числа заносных видов, например *Urtica dioica*, *Trifolium repens*, *Artemisia vulgaris*, *Stellaria media*, *Plantago major*, *Polygonum aviculare*, *Rorippa palustris*, *Alopecurus pratensis*. На первых стадиях антропогенных сукцессий бывают

активны *Chenopodium album*, *Capsella bursa-pastoris*, *Thlaspi arvense*, *Rumex confertus*, *Stellaria media*, *Agropyron repens*. И лишь единичные виды надолго заселяют нарушенные биотопы, как, например, американская ромашка *Matricaria matricarioides*, которая, попав в Воркуту, в течение нескольких лет размножилась там в огромных количествах, образовав густые заросли. Большинство же заносных видов присутствуют во флоре только при постоянно повторяющемся заносе. На севере зоны таких видов нет.

Ресурсы местной флоры достаточно богаты для восстановления растительности естественным путем. В этом процессе в каждой местности активное участие принимают примерно 30—40 видов, хотя общее их число на нарушенных биотопах может составлять половину и более конкретной флоры. На антропогенно нарушенных местообитаниях наиболее обильны те виды, которые в естественных условиях растут на эродированных склонах, осыпях, оползнях, по берегам рек и ручьев, а также на зоогенных биотопах. Среди них преобладают корневищные и дерновинные злаки и виды разнотравья, главным образом стержнекорневые; по своей экологии это нитрофилы и эрозофилы. Их состав варьирует в зависимости от долготного положения территории, но часть их активна на протяжении всей зоны: *Deschampsia sukatchevii*, *D. borealis*, *Arctagrostis arundinacea*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *P. arctica*, *Calamagrostis holmii*, *Equisetum arvense* s. l., *Polygonum viviparum*, *Cochlearia arctica*, *Descurainia sophioides*, *Chamerion angustifolium*, *Astragalus subpolaris*, *Pedicularis verticillata*, *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Artemisia tilesii*, *Senecio congestum*.

Основная причина нарушения естественного покрова в тундровой зоне — его уплотнение в результате вытаптывания, механическое сдирание растительной дернины под действием гусеничного транспорта. Если покров уничтожен полностью, но при этом не нарушен верхний слой почвы, то наиболее характерный путь сукцессии — олуговение. Этот процесс наблюдается на территориях поселков, зимовьев охотников, на местах ловушек для песцов, на старых кладбищах аборигенного населения, на наиболее интенсивных путях движения вездеходов (после того как это движение прекратилось). Состав и структура образующихся в процессе сукцессии сообществ коренным образом отличаются от прежних; в них отсутствуют мхи, лишайники, кустарники и кустарнички, доминируют травы — злаки и разнотравье. В отличие от естественных луговых группировок на южных склонах состав видов на антропогенных лугах значительно беднее (в 2—3 раза), долго сохраняется мозаичное строение благодаря разрастанию отдельных особей (часто образующих чистые заросли) таких видов, как *Chamerion angustifolium*, *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Artemisia tilesii*, *Tanacetum bipinnatum*, *Taraxacum ceratophorum*, *Polemonium boreale*, *Cerastium maximum*, *Stellaria ciliatosepala*. Восстановленный покров продуктивнее не только зональных тундр, но и естественных лугов. Так, например, на Таймыре (Чернов и др., 1983) в подзоне южных тундр ежегодная продукция надземной массы в зональных сообществах — 68, в естественных лугах — 217, в антропогенных — 450 г/м^2 (возд. сух. вес), в подзоне арктических тундр соответственно 38, 146, 311 г/м^2. Особенно густые и высокопродуктивные травостои формируются в окрестностях небольших поселков рыбаков и охотников, где наряду с вытаптыванием и уплотнением естественного покрова в почву вместе с пищевыми отбросами вносится много органики, что при бедности тундровых почв азотом положительно сказывается на жизненности и продуктивности трав. Состав растительности в таких поселках весьма близок к тому, что можно видеть на песцовых норах, в местах интенсивной деятельности грызунов.

Луга, возникшие в местах антропогенного нарушения, весьма устойчивы, они сохраняются многие годы (20 и более) после того, как люди покинули поселок. Это показатель того, что даже в условиях современного климата подкормка азотом может послужить толчком для начала успешной конкуренции трав

с их основными антагонистами в тундре — мхами. Пока что нет данных о полном восстановлении естественного покрова зональных тундр на месте антропогенных травяных сообществ. Вероятно, для этого требуется гораздо больший период времени, чем тот, который к настоящему времени прошел с момента интенсивного освоения тундровой зоны пришлым населением.

Сильнее всего подвергаются нарушениям именно зональные сообщества, поскольку они занимают как раз те территории, которые человек выбирает для поселения, построек, проезда. В переувлажненных местах покров, уничтоженный гусеничным транспортом, восстанавливается за счет *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. scheuchzeri*, *Arctophila fulva*.

В тех случаях, когда первоначальный покров не уничтожается полностью и основная структура естественной растительности сохраняется (например, при однократном проезде вездехода), разрастаются отдельные злаки (*Deschampsia glauca*, *D. borealis*, *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Arctagrostis latifolia*), но густых зарослей они не образуют. Если движение не повторяется, то исходная растительность восстанавливается, хотя вездеходные следы видны еще очень долго.

Особенно плохо регенерирует растительность на местах куч угля и там, где были пролиты горюче-смазочные материалы. Такие пятна долго остаются безжизненными, на них одиночно растут угнетенные особи немногих видов, но и те постоянно гибнут.

Еще один вид антропогенного воздействия, приводящего к уничтожению коренной тундровой растительности, — пожары. Этот фактор в тундре не имеет такого значения, как в лесах или степях. Пожары эпизодически происходят у южной границы зоны (преимущественно в лесотундре) и крайне редки даже в подзоне южных тундр, где всегда имеют локальный характер. Восстановление растительности происходит по той же схеме, как и при механическом уничтожении растительной дернины. Внесение минерального удобрения в виде золы способствует более быстрому росту трав (особенно злаков), их лучшей жизненности, более высокой продукции зеленой массы (Полозова, 1986).

Наиболее опасным антропогенный пресс становится в тех случаях, когда нарушается динамическое равновесие — растительный покров—почва—вечная мерзлота. Растительный покров и вечная мерзлота — компоненты единой системы, которая в каждом конкретном случае в условиях данной климатической обстановки находится в состоянии равновесия. Стабильность этого равновесия — залог устойчивого состояния тундрового ландшафта (Чернов, 1980). При строительных работах, интенсивном движении гусеничного транспорта, особенно в летнее время, уничтожение растительного покрова в местах с повышенной льдистостью мерзлого грунта или с линзами льда в мерзлоте может послужить толчком к термокарсту, в результате которого образуются промоины, овраги, оползни. В этих случаях антропогенное влияние проявляется не только в изменении растительного покрова, но и в необратимом разрушении ландшафта (Крючков, 1976, 1979). В результате эрозии почвенный покров под действием талых вод, дождей сползает по поверхности мерзлоты в депрессии. Обнажается материнская порода, не затронутая почвообразованием, на которой начинается первичная сукцессия, подобная той, которая идет на естественно образовавшихся оползнях. Без прибавки органики такие участки многие годы находятся на самых ранних стадиях зарастания. Лишь немногие виды растут там разреженно, не образуя даже относительно сомкнутого покрова. Наиболее типичны для таких пионерных сообществ *Deschampsia glauca*, *Puccinellia angustata*, *Alopecurus alpinus*, *Cochlearia arctica*.

По общим показателям условий среды антропогенные биотопы можно разделить на 2 группы. В первую группу следует отнести те, условия в которых в результате деятельности человека явно ухудшаются по сравнению с исходными. Это места, где вместе с растительностью разрушается и сносится почва,

обнажается материнская порода. Аналогами подобных местообитаний являются термоабразионные обрывы, эрозионные склоны, в целом довольно обычные для тундровой зоны. Виды, растущие на таких естественно нарушенных экотопах, и участвуют в восстановлении растительности антропогенно нарушенных участков. К этой же группе местообитаний следует отнести и места, загрязненные нефтепродуктами, углем. Естественных аналогов таких местообитаний нет. Восстановление покрова, предельно заторможенное, происходит за счет очень небольшого числа видов-эрозиофилов. Из них можно выделить *Arctagrostis arundinacea*, который постепенно формирует густые заросли на местах куч угля. Усиление экстремальности и без того не слишком благоприятных тундровых условий в этой группе антропогенных местообитаний — причина очень низких скоростей сукцессий, бедного набора видов, участвующих в них, длительного существования их самых начальных стадий.

Ко второй группе антропогенных местообитаний относятся те, в которых общая экологическая обстановка по сравнению с исходной улучшается. Механическое сдирание растительной дернины, особенно моховой, приводит к лучшему прогреванию почвы, более глубокому оттаиванию мерзлоты, усилению дренажа, улучшению аэрации. Все это усиливает жизнедеятельность деструкторов, ускоряет процессы разложения и в конечном счете повышает плодородие бедных тундровых почв. К тому же результату, но с еще большей эффективностью приводит внесение органики в виде пищевых отходов. В таких местообитаниях условия среды оптимизируются и становятся более сходными с условиями бореальной зоны. Аналогами этой группы антропогенных местообитаний в естественных условиях являются склоны южной экспозиции и зоогенные биотопы. Виды, характерные для сообществ этих местообитаний, и являются основными компонентами антропогенных лугов. Последние могут сформироваться даже без повреждения естественного покрова, а лишь под действием органики. Адвентивные виды на юге зоны приживаются преимущественно во второй группе местообитаний главным образом там, где есть добавка органики.

Местообитания двух выделенных групп занимают противоположные концы градиента условий произрастания. Больший интерес представляют антропогенные сообщества, формирующиеся на местообитаниях второй группы. Именно в них видно, как изменяются позиции видов в конкурентных взаимоотношениях. Виоленты естественных тундровых сообществ, хорошо адаптированные к холодным, влажным, бедным азотом почвам, уступают свои позиции тем видам, которые в условиях тундровой зоны ведут себя как патиенты. Но при изменении условий, которые приближаются к экологическому оптимуму последних, они начинают вести себя как виоленты. В зональных тундрах, где доминируют главным образом мхи, лишайники, кустарнички, ежегодный прирост фитомассы невелик, и бо́льшая ее часть многие годы остается в живом виде, не поступая в почву в виде органики. В антропогенных лугах, где преобладают злаки, почти вся ежегодная надземная продукция возвращается в почву в виде опада в течение 1—2 лет. Поэтому антропогенные сообщества, в которых круговорот веществ более интенсивен, чем в естественных тундрах, оказываются очень устойчивыми самоподдерживающимися системами.

Луговая стадия в антропогенных сукцессиях в тундровой зоне аналогична таковой в умеренных районах на месте сведенных лесов. По ряду причин, упомянутых выше, она более продолжительна и без последующего вмешательства человека может существовать длительное время без восстановления естественного покрова.

Антропогенное влияние в тундре еще не достигло таких грандиозных масштабов, как во многих районах умеренного пояса. Участки, измененные человеком, располагаются в непосредственной близости от населенных пунктов,

концентрация которых в тундре, особенно в ее северных районах, до сих пор невелика.

Наиболее интенсивны нарушения растительного покрова в местах разведочного бурения нефтяных скважин, строительства буровых установок, прокладки трубопроводов для нефти. Этот вид техногенного воздействия на природу тундры по сути не является специфичным. От описываемых в данной работе основных причин нарушения естественного покрова он отличается главным образом интенсивностью. Основные виды техногенных нарушений в заполярных районах описаны и классифицированы в работе Н. А. Граве (1980). Появились и немногочисленные пока работы, в которых прослеживаются пути восстановления растительности в таких местах (Смирнов и др., 1980; Кузьмин и др., 1983; Кузьмин, Корельская, 1985). Восстановление покрова идет по описанной выше схеме; формируются травяные сообщества за счет ресурсов местной флоры. Но скорость возобновления может быть очень медленной из-за масштабов и интенсивности нарушений на больших площадях, что нередко приводит к долговременному разрушению ландшафта в результате активно развивающейся эрозии, с которой растительность не может «справиться» многие десятки лет. Человек уже столкнулся с этими нежелательными последствиями своей деятельности и в тундровой зоне. Пока они не привели к непоправимым экологическим катастрофам, необходимо твердо соблюдать щадящий режим в отношении растительного покрова, сохранение которого гарантирует стабильность ландшафта. Восстановление его потребует гораздо больше времени и средств, а в ряде случаев может стать невозможным.

Тундроведы пока еще редко используют термин «сорняки», хотя уже и описывают антропогенные сообщества. Виды, слагающие эти сообщества, еще не стали настоящими апофитами, т. е. видами, приуроченными исключительно или преимущественно к антропогенным биотопам и расширившими свой ареал в пределах тундровой зоны под влиянием деятельности человека. К апофитам с некоторой натяжкой можно отнести лишь немногие виды: *Descurainia sophioides*, *Arctagrostis arundinacea*, *Phippsia algida*, *Artemisia tilesii*, *Ranunculus hyperboreus*, *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Cochlearia arctica*, *Stellaria humifusa*, *S. crassifolia*, *Cerastium regelii* (Дорогостайская, 1972; Matveyeva, 1979; Yurtsev, Korobkov, 1979).

Процесс выделения из естественной флоры сорных, рудеральных растений в тундровой зоне особенно интенсивно идет в последние 20—30 лет. Это происходит впервые в истории существования данного типа биоты в масштабах антропогенного преобразования природы, сравнимых с теми, с которыми человечество имеет дело во всех остальных биомах на протяжении многих сотен и даже тысяч лет.

Классифицировать антропогенные сообщества тундровой зоны довольно трудно, так как в подавляющем большинстве случаев это лишь частично трансформированные исходные сообщества различного состава, структуры и экологии. Использование флористических критериев дает хорошую основу для установления того типа сообщества, производным которого является вновь сформированное. Наиболее ярко выраженные антропогенные сообщества — это очень обедненные флористически монодоминантные заросли из злаков *Arctagrostis arundinacea*, *Deschampsia glauca*, *D. borealis*, *Calamagrostis holmii*, *C. neglecta*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena* и разнотравья *Artemisia tilesii*, *Saxifraga cernua*, *Tripleurospermum phaeocephalum*, *Tanacetum bipinnatum*, *Descurainia sophioides*. Характерные особенности их строения — равномерность и густота покрова, высокая жизненность и активное плодоношение растений. По каждому из доминирующих видов могут быть выделены ассоциации или единицы более низкого ранга, входящие в более высокие синтаксоны естественной растительности южных склонов и зоогенных биотопов.

Тундровый биом — хорошая модель для изучения путей и скорости формирования нового типа сообществ и понимания особенностей видов, способных выполнять специфическую функцию. Но необходимо еще раз подчеркнуть, что тундры — это очень хрупкие природные системы. Их легко нарушить, а для их восстановления требуется много времени. Для тундровой зоны известно очень немного типов антропогенных сообществ, и они флористически гораздо беднее, чем естественные. Таким образом, в высоких широтах деятельность человека приводит к резкому снижению разнообразия и без того бедной биоты. Если такое влияние примет масштабы, которые оно имеет в более южных регионах, это приведет к появлению очень бедных, скучных, монотонных ландшафтов. Но, как это хорошо известно экологам, разнообразие природы определяет ее устойчивость.

ЛИТЕРАТУРА

Граве Н. А. Место и направление геокриологических исследований в проблеме охраны среды и рационального природопользования в области вечной мерзлоты // Устойчивость поверхности к техногенным воздействиям в области вечной мерзлоты. Якутск: Изд-во СО АН СССР, 1980. С. 6—12. — *Дорогостайская Е. В.* Сорные растения Крайнего Севера. Л.: Наука, 1972. 172 с. — *Дружинина О. А.* Некоторые особенности антропофильной флоры производных сообществ района Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на природу тундры. М., 1981. С. 28—40. — *Дружинина О. А.* Динамика растительности в районах интенсивного освоения Крайнего Севера // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 205—231. — *Коробков А. А.* Видовой состав растений на сильно нарушенных участках в бассейне Анадыря // Сообщества Крайнего Севера и человек. М.: Наука, 1985. С. 231—244. — *Крючков В. В.* Чуткая Субарктика. М.: Наука, 1976. 136 с. — *Крючков В. В.* Север: природа и человек. М.: Наука, 1979. 127 с. — *Кузьмин Ю. И., Войтенко В. С., Братишко Ю. А.* Влияние буровых растворов на окружающую среду в условиях Крайнего Севера // Нефт. хоз-во. 1983. № 12. С. 53—55. — *Кузьмин Ю. И., Корельская В. М.* Естественное формирование растительности на техногенных наносах в условиях Крайнего Севера // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 831—835. — *Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Растительность южных тундр на западном Таймыре // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 5—67. — *Матвеева Н. В., Полозова Т. Г., Благодатских Л. С., Дорогостайская Е. В.* Краткий очерк растительности окрестностей Таймырского биогеоценологического стационара // Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1973. Ч. 2. С. 6—49. — *Полозова Т. Г.* Влияние пожара на растительность южных гипоарктических тундр на западной Чукотке // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 12. С. 1657—1663. — *Смирнов В. В., Марахтанов В. П., Ливеровская И. Т. и др.* Нарушения природной среды и первые стадии восстановления почвенно-растительного покрова при некоторых видах линейного строительства // Охрана окружающей среды при освоении области многолетнемерзлых пород. М.: Наука, 1980. С. 121—127. — *Чернов Ю. И.* Жизнь тундры. М.: Мысль, 1980. 236 с. — *Чернов Ю. И., Матвеева Н. В., Заноха Л. Л.* Опыт изучения прироста цветковых растений в сообществах Таймыра // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272, № 4. С. 999—1002. — *Druzhinina O. A., Zharkova Yu. I.* A study of plant communities of anthropogenic habitats in the area of the Vorkuta industrial center // Biol. papers Univ. Alaska. 1979. N 20. P. 30—53. — *Matveyeva N. V.* An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances of tundra cover in Western Taimyr: the settlement Kresty // Biol. papers Univ. Alaska. 1979. N 20. P. 18—29. — *Yurtsev B. A., Korobkov A. A.* An annotated list of plants inhabiting sites of natural and anthropogenic disturbances in tundra cover: southeastermost Chukchi peninsula // Biol. papers Univ. Alaska. 1979. N 20. P. 1—17.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 25 I 1988.

УДК 581.524.34 Бот. журн., т. 74, № 3

Ю. А. Злобин, Е. А. Чумакова

РОСТ И РЕПРОДУКЦИЯ У ЭФЕМЕРОИДОВ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА ПРИ РАЗНЫХ УРОВНЯХ РЕКРЕАЦИОННЫХ НАГРУЗОК

YU. A. ZLOBIN, E. A. TSHUMAKOVA. GROWTH AND REPRODUCTION OF EPHEMEROIDS OF BROAD-LEAVED FOREST UNDER DIFFERENT LEVELS OF RECREATION LOADING

Виды эфемероидов, произрастающие на площадях рекреации, отличаются разной степенью нарушения роста и репродукции. У всех видов рекреационная нагрузка в большей мере подавляет приросты по фитомассе и в меньшей мере приросты листовой поверхности. Репродуктивное усилие составляет 6—15 % от общей фитомассы и, за исключением *Scilla sibirica*, под влиянием рекреационных нагрузок не изменяется. Общая рекреационная устойчивость эфемероидов убывает в ряду: *Gagea lutea*, *Corydalis solida*, *Anemone ranunculoides*, *Scilla sibirica*.

Эфемероиды являются важными структурными и функциональными элементами широколиственных лесов, в наибольшей степени используемых в рекреационных целях. Рекреационная нагрузка в них носит резко выраженный сезонный характер. Наибольшие нагрузки падают на весенний, осенний и частично зимний период. Весь активный жизненный цикл эфемероидов приходится на один из пиков рекреации. Градиенты рекреационной нагрузки имеют сложный, т. е. комплексный характер и трудны для изучения. Вдоль градиентов рекреационной нагрузки одни факторы (например, освещенность) меняются в благоприятную для ряда растений сторону, а другие (уплотнение почвы, прямое уничтожение растений) — в неблагоприятную. Ступени рекреационной нагрузки отличаются друг от друга не только уровнем нагрузок, но и качественно — по типу деятельности отдыхающих. Несмотря на общую неплохую изученность биологии и экологии эфемероидов, об их устойчивости к рекреационным нагрузкам известно очень мало.

В этой связи в 1985—1987 гг. в Сумской обл. было проведено изучение ценопопуляций четырех видов эфемероидов (*Scilla sibirica* Haw., *Anemone ranunculoides* L., *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl., *Corydalis solida* (L.) Clairv.) при разном уровне рекреационных нагрузок. Описание рекреационного градиента и общая методика работы уже опубликованы (Злобин, Чумакова, 1986). В настоящем сообщении рассматриваются процессы роста, распределение органических веществ по основным органам растений и репродукция.

Рост

Для оценки ростовых процессов использовали повторные выборки особей из популяций эфемероидов. Интервалы времени между выборками составляли 12—14 дней. У растений учитывали общую фитомассу (W), фитомассу отдельных органов — листьев (W_L), клубней (W_T), плодов (W_{Fr}), семян (W_{Sm}), высоту (h) и размер листовой поверхности (A). По этим оценкам были вычислены следующие параметры роста: абсолютная скорость роста $AGR=(W_2-W_1)/\Delta T$, абсолютная скорость формирования поверхности листьев $AGRA=(A_2-A_1)/\Delta T$, абсолютная скорость роста в высоту $AGRh=(h_2-h_1)/\Delta T$, относительный прирост $R=[(W_2-W_1)/1/2(W_2+W_1)]/\Delta T$, относительная скорость роста $RGR=(\ln W_2-\ln W_1)/\Delta T$, относительная скорость формирования поверхности листьев $RGRA=(\ln A_2-\ln A_1)/\Delta T$, нетто-ассимиляция $NAR=[(W_2-W_1)/\Delta T]\times[(\ln A_2-\ln A_1)/(A_2-A_1)]$, продолжительность формирования листовой поверхности $LAR=[(A_2-A_1)/\Delta T]\cdot[\ln W_2-\ln W_1)/(W_2-W_1)]$. Они приведены в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Показатели, характеризующие рост эфемероидов при разном уровне рекреационных нагрузок

Показатель роста	Ступень градиента рекреационной нагрузки				Изменение роста (%) в расчете на одну ступень
	I	II	III	IV	
Scilla sibirica					
AGR	0.248	0.150	0.104	0.031	—29.3
AGRA	2.052	1.599	1.806	0.055	—25.8
AGRh	0.585	0.891	0.849	1.208	+29.9
R	0.126	0.045	0.042	0.022	—29.7
RGR	0.073	0.046	0.039	0.022	—23.2
RGRA	0.059	0.048	0.056	0.025	—15.4
NAR	0.007	0.005	0.003	0.001	—28.6
LAR	0.603	0.499	0.691	0.396	—7.0
Corydalis solida					
AGR	0.194	0.091	0.099	0.057	—23.6
AGRA	0.343	0.459	0.594	0.047	—15.9
AGRh	0.947	0.603	1.732	0.609	+1.2
R	0.098	0.058	0.036	0.040	—22.4
RGR	0.101	0.063	0.037	0.041	—22.5
RGRA	0.047	0.068	0.060	0.005	—20.6
NAR	0.026	0.014	0.009	0.006	—27.7
LAR	0.180	0.320	0.222	0.034	—19.9
Gagea lutea					
AGR	0.108	0.049	0.081	0.082	—5.3
AGRA	0.752	0.436	0.418	0.511	—11.6
AGRh	0.864	0.562	0.927	0.869	+5.1
R	0.131	0.058	0.073	0.075	—14.3
RGR	0.136	0.062	0.079	0.082	—13.0
RGRA	0.111	0.061	0.056	0.064	—15.4
NAR	0.016	0.007	0.011	0.010	—10.7
LAR	0.951	0.550	0.406	0.510	—17.8
Anemone ranunculoides					
AGR	0.073	0.047	0.070	0.053	—5.6
AGRA	0.399	0.506	0.503	0.387	+5.9
AGRh	0.461	0.499	0.793	0.615	+15.8
R	0.087	0.057	0.056	0.083	—1.8
RGR	0.086	0.062	0.058	0.084	—1.4
RGRA	0.064	0.070	0.052	0.061	—4.1
NAR	0.012	0.007	0.007	0.008	—11.7
LAR	0.470	0.660	0.418	0.609	+3.4

Прежде всего следует обратить внимание на то, что в сравнении с растениями других экобиоморф (Grime, Hunt, 1975; Карманова, 1976) эфемероиды не выделяются высокими показателями ростовых процессов, хотя имеют бо́льшую, чем у многих других неморальных трав, интенсивность фотосинтеза (Горышина, 1969, 1975; Горышина и др., 1985). Это вполне соответствует малому размеру их особей и сравнительно небольшому репродуктивному выходу, что и обусловливает их положение как ассектаторов фитоценозов.

При отсутствии рекреационных нагрузок (I ступень градиента) наибольшими значениями ростовых и продукционных параметров выделяется *Scilla sibirica*, за ней последовательно стоят *Gagea lutea*, *Anemone ranunculoides* и *Corydalis solida*. Примечательно, что *S. sibirica* в этих условиях отличается и наибольшим запасом фитомассы на единицу площади.

Под влиянием рекреационных нагрузок у всех эфемероидов наблюдается общее снижение роста и продукции органических веществ. При линейной аппроксимации этой тенденции можно видеть (табл. 1), что в расчете на одну ступень рекреационных нагрузок основные показатели роста и продукции падают в среднем у *S. sibirica* — на 23.6 %, у *C. solida* — на 19.2, у *G. lutea* — на 11.7 и у *A. ranunculoides* — на 5.2 %. Уязвимость разных видов эфемероидов под влиянием рекреационных нагрузок оказывается существенно разной, и при неодинаковых уровнях таких воздействий эти виды выпадают из лесных сообществ.

Противоположную тенденцию изменения по градиенту у эфемероидов имеет лишь абсолютная скорость роста в высоту. Под влиянием рекреационных нагрузок у представителей родов *Scilla* и *Anemone* она увеличивается соответственно на 29.9 и 15.8 %, а у остальных видов на 1.2—5.1 %.

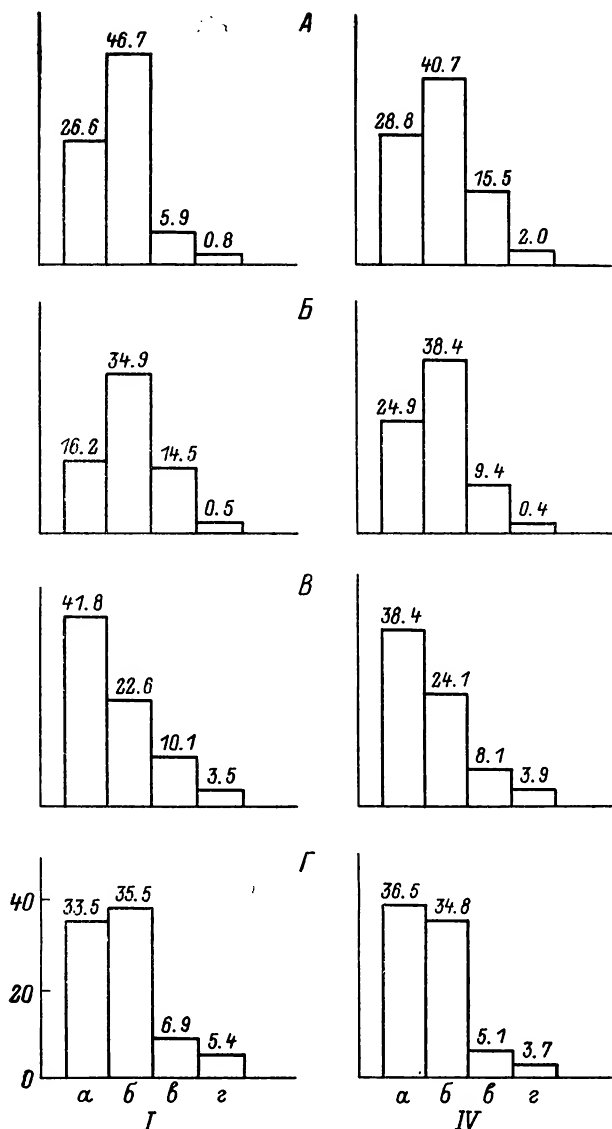
Изменения параметров роста и продукции у эфемероидов по градиенту рекреационных нагрузок неоднозначны. Они зависят как от типа параметра, так и от вида растения. По отношению к группе эфемероидов в целом наиболее сильно меняются приросты общей фитомассы, что отражают такие параметры, как нетто-ассимиляция NAR, абсолютная скорость роста AGR и относительный прирост R. Другие параметры, связанные с формированием листовой поверхности, более устойчивы. Параметры, наиболее уязвимые под влиянием рекреационных нагрузок, разные у различных видов. У *S. sibirica* рекреационная нагрузка наиболее заметно смещает AGRh и R, у *A. ranunculoides* — AGRh, у *C. solida* — NAR и AGR, у *G. lutea* — LAR и RGRA.

Между темпами «вытягивания» (параметр AGRh) и продукционными процессами нет простого соответствия. У *S. sibirica* при больших потерях в накоплении органического вещества наблюдалось значительное возрастание AGRh. А у *C. solida* при аналогичных немалых средних потерях по градиенту рекреационной нагрузки продукции «вытягивание» побегов практически отсутствовало. Поэтому диагностировать ущерб, причиняемый продукционному процессу и росту эфемероидов, следует по параметрам, специфическим для каждого вида в отдельности, необходимо опираться на их комплекс, а не на отдельно взятый признак. При этом приходится считаться с принципом биологической неравнозначности параметров, состоящим в неодинаковой их ценности для онтогенетических и популяционных процессов. Сравнительно небольшие потери в размере листовой поверхности и темпах ее формирования для эфемероидов с их коротким жизненным циклом могут быть более важными, чем общая фитомасса или высота.

Распределение органических веществ и репродукция

Распределение органических веществ между основными органами эфемероидов учитывали к началу фазы плодоношения. Результаты показывают (см. рисунок), что общие закономерности перераспределения веществ зависят от внешнего вида растения. У *S. sibirica* и *C. solida* основная масса веществ направлялась на формирование луковиц, у *A. ranunculoides* на формирование корневищ и листьев затрачивалась примерно равная доля веществ, а у *G. lutea* фитомасса листьев явно преобладала над фитомассой луковиц.

На первой ступени рекреационного градиента затраты органических веществ на генеративные органы (плоды и семена) у *A. ranunculoides*, *C. solida* и *G. lutea* были близкими (12—15 %). *S. sibirica* затрачивала на образование этих структур только 6.7 % общей фитомассы. Существенно различались виды эфемерои-



Распределение органических веществ между органами у эфемероидов.

А — *Scilla sibirica*, *Б* — *Corydalis solida*, *В* — *Gagea lutea*, *Г* — *Anemone ranunculoides* на I и IV ступенях рекреационного градиента. На оси абсцисс: *а* — листья и стебли, *б* — подземные органы, *в* — плоды, *г* — семена; на оси ординат: доля органического вещества, затраченного на формирование данной структуры (в процентах от общей фитомассы).

дов по вкладу органического вещества в фитомассу семян. У *A. ranunculoides* на это было затрачено 5.4, у *G. lutea* — 3.5, а у *S. sibirica* и *C. solida* — менее 1% общей фитомассы.

Если для наибольшего контраста сопоставить распределение органических веществ у эфемероидов на I и IV ступенях градиента рекреационных нагрузок, то можно отметить две важные особенности. Во-первых, резких смещений в закономерностях распределения органических веществ между органами растений под влиянием рекреационных нагрузок не наблюдалось. Очевидно, эта особенность морфогенеза находится у эфемероидов под достаточно жестким генетическим контролем и принадлежит, по И. И. Шмальгаузену (1939), к ге-

номным корреляциям. При общем измельчании особей эфемероидов на фоне рекреационных нагрузок закономерности долевого распределения органических веществ между функционально важными органами в основном сохраняются.

Во-вторых, у трех из изучаемых видов эфемероидов затраты веществ на формирование генеративных органов (плодов и семян) на фоне рекреационных нагрузок несколько снижались. Своеобразным было лишь поведение *S. sibirica*, у которого к IV ступени рекреационных нагрузок репродуктивное усилие возрастало почти в 3 раза. Очевидно, такая компенсационная адаптация в определенной степени повышает рекреационную устойчивость вида.

Обращают на себя внимание факты несовпадения по градиенту рекреации оценок трендов репродуктивного усилия, вычисляемого разными способами. Так, у *C. solida* рекреационная нагрузка сопровождалась увеличением репродуктивного усилия, вычисляемого по размеру фитомассы цветков (Злобин, Чумакова, 1986). Но в расчете на фитомассу плодов или семян (см. рисунок) оно уменьшалось. У *S. sibirica*, напротив, репродуктивное усилие, оцениваемое по фитомассе цветков, снижалось, но, вычисленное по фитомассе плодов или семян, к концу вегетации возрастало. Видимо, каждая из оценок репродуктивного усилия имеет свой самостоятельный биологический смысл. Образование цветков отражает степень потенциальной готовности растения к размножению.

ТАБЛИЦА 2

Показатели репродукции эфемероидов при разном уровне рекреационных нагрузок

Показатель репродукции	Ступень градиента рекреационной нагрузки				Изменение репродукции (%) в расчете на одну ступень
	I	II	III	IV	
Scilla sibirica					
Фитомасса плодов, г	0.309	0.267	0.237	0.122	—18.3
Число плодов, шт	2.1	1.4	1.0	0.4	—26.7
Средний вес одного плода, г	0.144	0.198	0.237	0.284	+31.2
Число семян в плоде, шт	10.0	8.4	7.2	2.2	—23.1
Среднее число семян на особь, шт	21.4	11.4	7.2	9.5	—21.7
Corydalis solida					
Фитомасса плодов, г	37.140	30.360	33.000	16.710	—15.4
Число плодов, шт	6.1	5.6	6.8	5.1	—3.2
Средний вес одного плода, г	6.050	5.450	4.870	3.290	—14.2
Число семян в плоде, шт	5.1	4.8	5.4	5.1	+1.1
Среднее число семян на особь, шт	31.6	26.7	36.3	26.1	—2.2
Gagea lutea					
Фитомасса плодов, г	0.110	0.155	0.168	0.133	+6.3
Число плодов, шт	1.4	2.6	2.7	2.0	+9.7
Средний вес одного плода, г	0.077	0.060	0.062	0.066	—4.4
Число семян в плоде, шт	6.4	10.3	6.3	7.2	—2.1
Среднее число семян на особь, шт	9.2	26.4	17.0	14.4	+3.9
Anemone ranunculoides					
Фитомасса плодов, г	0.078	0.066	0.060	0.053	—10.6
Число плодов, шт	1.6	1.4	1.2	1.1	—11.9
Средний вес одного плода, г	0.048	0.046	0.050	0.043	—2.3
Число семян в плоде, шт	13.4	13.7	9.9	8.4	—13.2
Среднее число семян на особь, шт	21.9	19.6	11.9	9.0	—20.6

ТАБЛИЦА 3

Семенная продукция (шт/м²) эфемероидов по градиенту рекреационной нагрузки

Вид	Ступень градиента				Изменение размера семенной продукции (%) в расчете на одну ступень рекреационной нагрузки
	I	II	III	IV	
Scilla sibirica	975.8	263.3	353.5	47.5	—33.1
Corydalis solida	1109.2	154.9	551.8	665.6	—12.3
Gagea lutea	124.2	203.3	49.3	33.1	—25.6
Anemone ranunculoides	1300.1	1079.9	3.6	156.6	—34.4
Итого	3509.3	1701.4	958.2	902.8	—28.1

Формирование плодов свидетельствует об условиях и эффективности опыления, а также о функционировании гормональной системы, обеспечивающей их рост и сохраняемость (Audus, 1972; Полевой, 1982). Вызревание семян в наибольшей степени интегрирует все внутренние и внешние механизмы и факторы, регулирующие генеративное размножение. Взятая в отдельности, каждая из возможных оценок репродуктивного усилия дает лишь одностороннюю характеристику состояния растения. В популяционных исследованиях целесообразно использовать серию параметров, которые оценивают репродукцию с разных ее сторон.

Помимо репродуктивного усилия состояние генеративного размножения растений характеризуют метрические параметры генеративной сферы (табл. 2). Если в отношении количества и фитомассы цветков у некоторых видов эфемероидов рекреация сопровождалась компенсационными адаптациями, то в отношении плодов и семян они были менее выражены. У *C. solida* и *A. ranunculoides* рекреационная нагрузка в той или иной степени ухудшала все репродуктивные показатели. Лишь у *G. lutea* под влиянием рекреационных нагрузок несколько увеличивалась фитомасса и число плодов, а у *S. sibirica* возрастал средний вес одного плода (в связи с тем, что на каждой особи их оставалось меньше).

Рекреационная нагрузка, как правило, приводила к снижению репродуктивного давления эфемероидов на среду обитания. Из данных табл. 3 видно, что семенная продукция на единицу площади фитоценоза у *A. ranunculoides*, *S. sibirica*, *G. lutea* и *C. solida* соответственно снижалась в расчете на одну ступень рекреационных нагрузок на 34, 33, 26 и 12 %. Это являлось одной из предпосылок уменьшения численности эфемероидов на площадях рекреационных нагрузок, может быть, более важной, чем прямое уничтожение части растений туристами и отдыхающими.

Рекреационная устойчивость

Изменения качества, размеров и вообще свойств особей под влиянием рекреационной нагрузки приводят к смещению специальных популяционных параметров: численности, плотности, запаса фитомассы на единицу площади, репродуктивного давления и др. В свою очередь возникающие новые особенности популяций начинают воздействовать на особи по законам обратной связи: изменяются условия опыления, появляются, исчезают или меняют свое обилие конкурирующие виды. В целом изменения качества особей служат своеобразным пусковым механизмом к цепной реакции смещения множества популяционных свойств и особенностей. Оценка чувствительности к рекреационным влияниям как на уровне особей, так и на уровне популяций оказывается в этой связи весьма сложной.

Оценка изменения состояния особей эфемероидов на фоне рекреационной нагрузки путем прямолинейной регрессии дает только приближенные резуль-

ТАБЛИЦА 4

Результаты дисперсионного анализа зависимости основных морфологических параметров эфемероидов от уровня рекреации

Параметры	*Scilla sibirica*	*Corydalis solida*	*Gagea lutea*	*Anemone ranunculoides*
Фитомасса особи	45.99 / 14.764***	25.05 / 5.792**	18.26 / 3.873*	24.70 / 5.686*
Фитомасса листьев	45.57 / 14.511***	20.65 / 4.510*	6.52 / 1.208	26.33 / 6.194**
Фитомасса подземных органов	46.55 / 15.097***	23.79 / 5.412*	17.01 / 3.553*	43.40 / 13.290 ***
Листовая поверхность	29.64 / 7.300**	16.66 / 3.466*	5.35 / 0.981	21.60 / 4.775*
Высота	72.15 / 44.897***	38.59 / 10.890***	29.55 / 6.946**	25.81 / 6.030**
Фитомасса плодов	18.97 / 4.058*	28.07 / 6.765**	16.48 / 3.419 *	15.09 / 3.083
Число плодов	40.06 / 11.584***	4.57 / 0.829	20.65 / 4.511 *	11.64 / 2.283
Число семян в плоде	10.57 / 2.049	0.76 / 0.133	15.84 / 3.262	18.84 / 4.024

Примечание. В числителе — сила влияния фактора, η^2 (%); в знаменателе — критерий Фишера, F, * — при доверительном уровне более 95, ** — более 99, *** — более 99.9 %.

таты. Поэтому для итоговой оценки чувствительности различных элементов структуры, роста и репродукции к рекреационной нагрузке дополнительно полезно использовать дисперсионный анализ. Оценки устойчивости основных параметров эфемероидов, полученные путем вычисления силы влияния на них фактора рекреации, приведены в табл. 4. Они показывают, что генеративная сфера заметно устойчивее вегетативных органов. В среднем по группе из 8 рассматриваемых параметров сила влияния рекреационных нагрузок на *S. sibirica* составила 38, на *A. ranunculoides* — 23, на *C. solida* 19 и на *G. lutea* — 16 %.

Под действием рекреационной нагрузки, как и любого стрессового фактора, у особей растений и их популяций происходят множественные изменения. Некоторые из них значительны, другие нет, отдельные биологически значимы, другие практически нейтральны, какие-то носят характер нарушений, а какие-то являются результатом компенсационной адаптации. При комплексной оценке (по экспертному методу) рекреационной устойчивости эфемероидов с учетом изменения по градиенту рекреационной нагрузки качества особей, роста, численности популяции, репродуктивного давления на среду обитания и некоторых других рассмотренных выше признаков можно увидеть, что наиболее высокая толерантность к такому воздействию проявляется у *G. lutea* и *C. solida*. *G. lutea* даже улучшает ряд параметров особей и популяций на промежуточных ступенях рекреационной нагрузки, что вполне соответствует его высокой реактивности и способности быстро занимать освобождающиеся экологические ниши (Смирнова, 1987). Заметно ниже рекреационная толерантность у *A. ranunculoides*. А у *S. sibirica* она совсем невелика.

Изменения особей и популяций эфемероидов на площадях, подверженных рекреационной нагрузке, оказываются разными. У *G. lutea* и *C. solida* такое воздействие проявляется наиболее заметно в изменениях высоты особей, у *A. ra-*

nunculoides в первую очередь страдают подземные органы и листья, а у *S. sibirica* затрагиваются практически все структуры и процессы.

Популяции эфемероидов реагируют на рекреационную нагрузку очень быстро. Изменения качества их особей и ценопопуляций поэтому являются хорошим диагностическим признаком начала рекреационной дигрессии лесных сообществ. Популяционные характеристики вообще должны обязательно включаться в число критериев степени естественности растительного покрова (Schlüter, 1984). Оптимальная структура популяций всех ценозообразующих видов является первичным фактором их устойчивости.

Качество любой особи определяется взаимодействием различных биологических процессов и соотношением ее структурных частей. Оценки качества особей по одному параметру (даже если он выбран на основе какого-либо взвешивания) всегда остаются частными, односторонними, информативны только в одной конкретной ситуации. Более универсальны комплексные оценки качества особей, базирующиеся на системе их признаков. Не имеющая под собой научной основы, но ставшая почти концептуальной, традиция оценивать состояние растений по одному (к тому же интуитивно выбранному) признаку неизбежно должна смениться приемами диагностики жизненного состояния, которые опираются на комплекс биологически значимых параметров роста и продукции растений. Правда, и в этом случае абсолютной универсальности оценок качества особей получить нельзя, так как «вес» параметров, входящих в такие комплексы, неодинаков. В одних ситуациях для растений важны одни свойства и структуры, а в других — совсем иные. Так, рекреационная толерантность и общая фитоценотическая толерантность — это разные свойства видов, и совпадают они далеко не всегда.

ЛИТЕРАТУРА

Горышина Т. К. Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. 231 с. — *Горышина Т. К.* Экология травянистых растений лесостепной дубравы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1975. 127 с. — *Горышина Т. К., Драшкович Р. М., Секе З. А.* Сравнительная характеристика фотосинтеза травянистых растений листопадных лесов Центральной и Восточной Европы // Бот. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 654—658. — *Злобин Ю. А., Чумакова Е. А.* Эфемероиды широколиственного леса в условиях рекреации // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 9. С. 1231—1241. — *Карманова И. В.* Математические методы изучения роста и продуктивности растений. М.: Наука, 1976. 223 с. — *Полевой В. В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с. — *Смирнова О. В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с. — *Шмальгаузен И. И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 231 с. — *Audus L. A.* Plant growth substances. L.: Leonard Hill Books, 1972. 510 p. — *Grime J. P., Hunt R.* Relative growth-rate: its range and adaptive significance in local flora // J. Ecol. 1975. Vol. 3, N 2. P. 393—422. — *Schlüter H.* Kennzeichnung und Bewertung des Natürlichkeitsgrades der Vegetation // Acta bot. slov. 1984. Ser. A, suppl. N 1. S. 277—283.

Сумской филиал
Харьковского сельскохозяйственного института.

Получено 26 X 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524

В. И. Василевич. Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. 248 с. Т. 1650. Ц. 3 р.

V. A. ALEKSEYEV. *V. I. VASILEVICH.* ESSAYS OF THEORETICAL PHYTOCOENOLOGY. 1983

Книга В. И. Василевича несомненно привлечет внимание читателей, знающих автора по статьям и весьма удачной предыдущей монографии (Василевич, 1969). Чему же посвящены «Очерки»?

Теоретическая фитоценология, по В. И. Василевичу, — «раздел фитоценологии, который изучает основные признаки и закономерности строения и организации фитоценотических систем» (с. 3). «Ее задачи состоят прежде всего в том, чтобы найти, чем отличаются фитоценотические объекты от других классов объектов . . . и что является общим для всех объектов данного класса» (с. 3). «Теория систем — молодая наука. . . Это затрудняет сравнение фитоценотических объектов с такими, например, объектами как паровоз, телевизор. . . В связи с этим мы будем сравнивать наши объекты преимущественно с теми, которые ближе к фитоценотическим: с другими надорганизменными биологическими системами, с организмом и т. п.» (с. 5).

Трудно считать обозначенные автором задачи центральными для теоретической фитоценологии; скорее, это боковые ее ветви, а центральными они являются для другой науки, науки о системах. Несмотря на широкую формулировку теории, вне ее задач остались причинно-следственные аспекты образования определенных фитоценотических систем в тех или иных условиях среды; вне внимания автора остались и такие важнейшие вопросы фитоценологии, как классификация растительности, ординация растительности. Невольно приходишь к выводу, что объем и проблемы теоретической фитоценологии почему-то существенно трансформированы и адаптированы автором. В то же время содержание книги значительно шире первоначально поставленных задач; в известной мере оно следует за пониманием теоретических наук В. А. Межжериным, которого В. И. Василевич широко цитирует.

Во «Введении» автор пишет о геоботаниках как специалистах, «не только привыкших, но и стремящихся мыслить как можно более конкретно» (с. 4), и определенным образом противопоставляет индуктивный метод дедуктивному (с. 4). Для этого нет оснований, ибо «индукция и дедукция связаны между собой столь же необходимым образом, как синтез и анализ» (Ф. Энгельс. Диалектика природы, 1975 : 195—196), и геоботаники используют по возможности оба метода. К тому же фитоценологии как науке не обойтись без накопления огромного количества эмпирических фактов и при решении многих ее задач обобщения невозможны без анализа колоссального фактического материала; только владение опытом предшественников и знание смежных дисциплин дают основу для абстрактных построений.

В книге 12 глав: «Системный подход в фитоценологии», «Основные понятия фитоценологии», «Уровни и типы экологических систем», «Статистические закономерности растительности», «Целостность фитоценотических систем», «Орга-

низованность фитоценотических систем», «Стабильность фитоценотических систем», «Динамика фитоценотических систем», «Взаимоотношения между видами в растительном сообществе», «Взаимосвязи растительности и среды», «Экологическая ниша у растений», «Информация в экосистемах».

Проанализируем наиболее интересные главы.

Наиболее важным в главе «Системный подход в фитоценологии» является понятие о системе и ее отличиях от соседних систем. Автор считает, что критерий, согласно которому внутренние взаимодействия в системе должны быть более сильными, чем внешние (Тахтаджян, 1972), не позволяет проводить границы между системами-полями. Но на следующей странице Василевич дает свое общее определение, которое охватывает и системы-поля: «Система — это такая совокупность элементов, которая связана внутри себя отношениями, отражающими сущностные свойства элементов, гораздо более сильными между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами» (с. 20). Если из этого определения отбросить ряд вспомогательных слов, то будет четко виден отвергнутый ранее критерий. Так зачем нужна была критика?

Значительно позже читатель увидит, что этой формулировкой нельзя пользоваться при разграничении реальных систем, так как оказывается, что «на границах между фитоценозами взаимодействия между растениями не менее сильные, чем внутри их» (с. 38). Вышеприведенная формулировка системы относится только к абстрактным фитоценотическим системам (с. 48), имеющим «отношения», а не «взаимоотношения» (различное толкование этих слов особо подчеркнуто автором на с. 20). В «Очерках» не говорится, совпадают ли границы реальных и абстрактных фитоценотических систем, нет также и определения реальных систем. На наш взгляд, фитоценозы, соседствующие друг с другом, не обязательно должны отличаться «силой отношений», «силой взаимоотношений» — они могут отличаться типом, характером этих связей. Фитоценотическая система — это совокупность элементов, которая связана внутри себя взаимоотношениями определенного типа, гораздо более сильными между соседними элементами данной системы, чем с соседними элементами других систем.

Есть необходимость упомянуть об одном весьма важном свойстве, присущем всем живым реальным системам. Это свойство — способность таких систем (как некоторых отдельностей) к более или менее длительному самостоятельному существованию в обычных для них условиях внешней среды. Совершенно очевидно, что ошибочно принятая за систему подсистема не может обладать таким свойством; будучи выделенной, изолированной от своих соседей она начнет распадаться, отмирать, либо трансформироваться.

«Основные понятия фитоценологии» — одна из наиболее важных глав в книге. Автор «Очерков» не считает фитоценоз синонимом растительного сообщества и придает этому понятию новое значение: «Фитоценоз — не система взаимодействующих растений, а контур, характеризующийся определенным сходством растительности в разных его частях» (с. 40). Далее же, несколько противореча себе, В. И. пишет, что в «клинальном гомогенном фитоценозе . . .крайние участки его могут сильно отличаться по составу и количественному соотношению видов. В ряде случаев они могут быть без всякого сомнения отнесены к разным растительным ассоциациям» (с. 40).

Проанализируем убедительность оснований для изменения важнейшего для фитоценологии понятия.

«Если рассматривать фитоценоз как совокупность растений, находящихся во взаимодействии друг с другом, то мы по сути дела лишаемся возможности проводить границы между ними. На границах между фитоценозами взаимодействия между растениями не менее сильные, чем внутри их. Что касается изменения характера взаимовлияний, то об этом практически ничего не известно» (с. 38).

Поскольку книга лишена фактического материала, мы вынуждены обращать особое внимание на логику доказательств. К сожалению, цитированные фразы противоречат друг другу. В первой из них автор сомневается, есть ли вообще в фитоценозе взаимоотношения (он почти уверен, что их нет); во второй автор признает их существование, но полагает (на основе каких-то данных или чисто дедуктивно?), что на границах взаимосвязи между растениями не менее сильные; в третьей фразе Василевич утверждает, что сведений о различиях в характере взаимовлияний растений в разных фитоценозах практически нет.

Рассмотрим вначале утверждение автора об отсутствии нужных сведений. Данные о различиях во взаимоотношениях растений в разных фитоценозах (следовательно, в изменении характера взаимовлияний) весьма многочисленны. Известно, например, что эти различия происходят из-за неодинаковых условий как внешней среды, так и фитосреды, создаваемой особями разных видов растений с их разными морфологическими и физиологическими характеристиками; они возникают из-за разного обилия особей на единице площади, различий в их возрасте и состоянии; они неодинаковы в разных сообществах в течение периода вегетации и даже дня вследствие изменения напряженности факторов среды. Различия в фитосреде уже сами по себе могут служить характеристикой силы и типа взаимодействий растений того или иного фитоценоза. Проявление различий во взаимоотношениях растений в разных типах сообществ можно обнаружить по неодинаковой интенсивности важнейших физиологических процессов, которые в конечном счете реализуются во многих внешних интегральных показателях строения сообществ, их продуктивности и т. д. Проявление различий можно зримо увидеть на опытных площадках, где проводят исследования специалисты экспериментальной фитоценологии.

Существуют сотни статей и десятки монографий по экологической физиологии растений, почвоведению и фитоценологии, из которых можно почерпнуть сведения, приводящие к доказательству точки зрения, кратко изложенной мной выше.

Считая фитоценоз синонимом растительного сообщества и признавая существование взаимодействий растений, мы вовсе не «лишаемся возможности проводить границы», напротив, облегчаем себе эту возможность, привлекая в затруднительных случаях ряд дополнительных признаков.

Что касается утверждения автора, что «на границах взаимодействия не менее сильные, чем внутри», то, как уже отмечалось, там может меняться не только «сила», но и тип, характер связей.

Василевич в своем определении фитоценоза называет его «контуром» не случайно. Это слово, имеющее картографический, «плоскостной» оттенок, и в самом деле подчеркивает точку зрения автора, считающего фитоценоз «двумерной» группировкой (с. 26). Растительное сообщество также рассматривается как плоскостное образование, т. е. «наземные растительные сообщества являются в принципе двумерными (плоскостными)» (с. 210).

Какие основания имеются у автора для подобного упрощения? «Растительная группировка двумерна, так как все макроскопические автотрофные растения должны укореняться и занимать определенное место на поверхности земли» (с. 26), но при этом автор не приводит ни доказательств двумерности, ни оснований для понимания его позиции. Если же в цитированную фразу вставить признание высоты растений, то получим сносное определение весьма тривиального положения о трехмерности (объемности) сообществ.

Когда В. И. Вернадский, думая о нашей планете, говорит о «пленке жизни» — это понятно: он поэтически сравнивает размеры Земли с толщей живого вещества. Но когда Василевич, оперирующий совокупностями ценоячеек и отдельными ценоячейками, высота которых не только соизмерима с их горизонтальной протяженностью, но и порой превышает ее, считает фитоценоз «плоским контуром», у нас нет оснований согласиться с ним. Более того, име-

ются веские причины резко возражать против подобной абстракции, поскольку именно высота растений, захват ими определенного объема надземного пространства дает возможность размещать над поверхностью земли 10—20 слоев листьев над единицей площади сообщества и позволяет осуществлять важнейшие для жизни на нашей планете функции. Иначе говоря, высота растений и объемность сообществ — слишком важные признаки, чтобы в теории фитоценологии ими можно было пренебречь.

Остановимся теперь на понимании автором однородности фитоценоза. Выше цитировалась фраза, в которой говорится о возможном существовании в фитоценозе разных растительных ассоциаций. Различие растительности, по Василевичу, не является критерием для разделения фитоценозов, если оно происходит не скачкообразно. «И только в этом случае, когда параметры растительности меняются скачком, или меняется характер варьирования растительности, следует проводить границу между фитоценозами» (с. 40). Автор сознает, что такое предложение вызывает огромные сложности для картирования и классификации, «но тут уж ничего нельзя изменить, так как такие контуры существуют» (с. 40).

В натуре существуют не «контуры», а участки растительности, порой с действительно очень плавными, постепенными переходами от одной ассоциации к другой. Таксировать такие территории, разделяя на них разные растительные сообщества, — тяжкий труд. Однако путь, предлагаемый Василевичем (объединять в одном контуре разные ассоциации при постепенном их переходе друг в друга), не решает вопроса. Кроме того, это предложение вступает в противоречие с правилами хозяйствования, которое должно проводиться различным образом в разных ассоциациях. Вряд ли у нас есть причины отказаться от сложившихся правил (см., например, Александрова, 1969).

Отрывая растительное сообщество от фитоценоза, Василевич предлагает понимать его как «репрезентативный набор ценоячеек» (с. 42). В более развернутом виде определение гласит: «Совокупность ценоячеек, дающая достаточно полное представление об их составе и строении, о среде, в которой они обитают, о характере взаимоотношений компонентов и других сторонах их организации и жизнедеятельности, можно назвать растительным сообществом» (с. 42).

С таким пониманием растительного сообщества нельзя согласиться по двум основным причинам.

1. Совокупность ценоячеек, их «репрезентативный набор» может характеризовать растительное сообщество, но таковым не является. Проделаем мысленный эксперимент. В разных частях достаточно большого фитоценоза заложим в соответствии с указаниями автора (Василевич, 1969) необходимое число мелких пробных площадей, каждая из которых включает 1—3 (иногда больше) ценоячеек. Их совокупность даст исчерпывающую характеристику растительного сообщества. Теперь представим себе, что растительность вокруг выделенных нами ценоячеек (или небольших групп ценоячеек) исчезла, исчезли те «слабо связанные взаимозависимостями» участки растительности, сеть которых Василевич отказывается признать материальной системой. Останется ли на площади растительное сообщество? Нет. Мы увидим отдельные разрозненные совокупности растений. Будут ли они иметь ту фитосреду, которая была в растительном сообществе? Конечно, нет. Для ее создания нужно нечто большее, нежели одна или даже несколько ценоячеек. Останутся ли жизнеспособными как системы эти разбросанные по площади небольшие группы растений? Безусловно, нет; они будут распадаться, отмирать или трансформироваться, что зависит от ряда причин.

2. В определении отсутствует основной элемент растительного сообщества — растение, его заменили «ценоячейки». Ценоячейки «обитают» в определенной среде, их совокупность дает представление о своем же составе и строении, о других сторонах их собственной жизнедеятельности. А растения исчезли. Конечно,

ценоячейка может быть использована для некоторых теоретических представлений, но ее значение не следует преувеличивать. Василевичу нравится «ценоячейка» — термин, предложенный В. С. Ипатовым, другому геоботанику — «элементарная группа» (по М. А. Проскурякову), иным — биогруппа, группа, куртина или иное образование, но, пожалуй, абсолютное большинство геоботаников согласится, что растительное сообщество все-таки состоит из растений. Объединены растения в какие-то промежуточные подразделения (подсистемы) с различной теснотой связи или нет — вопрос второго плана, его нельзя брать в основу определения.

Если добавить к этому, что реальные растительные сообщества автор «Очерков» представляет в виде плоскостных образований (с. 210), то от существующего ныне понятия ничего не остается, а вновь предложенным понятием пользоваться просто невозможно.

Многие возникшие недоразумения объясняются тем, что автор пытался оторвать форму от содержания, разделить понятия-синонимы фитоценоз-растительное сообщество.

Растительной группировке автор книги также придает свое определение, меняя занятый термин. Он понимает ее весьма широко как двумерный (?!) контур из любых сочетаний растений, однородность которого не позволяет провести внутри занимаемой им площади никакой границы того же ранга (с. 26). «Группировкой является и синузия, и микрогруппировка, и фитоценоз, и комплекс фитоценозов» (с. 26). «И зона растительности в целом . . . может рассматриваться как растительная группировка» (с. 27). Может, конечно, но зачем? Ведь мы имеем гораздо более точные определения всех перечисленных автором систем и когда называем их, то знаем, о чем говорим. Предлагаемое понимание группировки каждый раз будет требовать уточнения другим общепринятым термином, иначе никто никого не поймет.

Наиболее интересные «метаморфозы» произошли с понятием «ценоячейка» (по Ипатову), хотя формулировка понятия и осталась прежней. В аннотации к книге Василевич написал: «. . .последовательно противопоставляются на всех уровнях организации материальные системы и пространственно однородные контуры» (с. 2). Получается так, что ценоячейка противопоставляется сама себе. В одних местах книги автор считает ценоячейку элементарной фитоценотической системой (с. 23) и даже основной материальной фитоценотической системой (с. 42, 48), в других называет ее растительной группировкой (с. 27), которая является двумерным однородным контуром (с. 26). Он рассматривает ее как реальную совокупность растений и анализирует какие-то зависимости по градиенту высоты растений (с. 29), но в то же время совокупность ценоячеек считает в принципе плоскостью (с. 210).

Может ли в действительности ценоячейка считаться основной материальной фитоценотической системой? На мой взгляд — нет. Она не может называться не только основной, но в подавляющем большинстве случаев вообще системой в силу ее пространственной необособленности и неспособности выжить, существовать в качестве отдельности. Это явная часть системы, или подсистема.

Рассматривая вопросы дискретности ценоячеек, Василевич допускает, что в одновидовых одновозрастных сообществах все особи равны по размерам и силам взаимодействия (с. 28). Такое допущение в корне противоречит действительности. Можно сослаться в связи с этим на труды Г. Ф. Морозова, М. Е. Ткаченко, В. Н. Сукачева, но упомяну здесь лишь книгу одного из основоположников лесной таксации Н. В. Третьякова «Закон единства в строении насаждений» (1927), которая представляет также интерес для понимания объема лесных фитоценозов.

Терминологические изменения предлагаются и в других местах книги. Так, критикуя Хатчинсона по вопросам экологических ниш, Василевич за-

меняет его термин «элементарный объем» своим «элементарным местом» на том основании, что «поверхность почвы имеет принципиально более важное значение» (с. 210). Это неправильно по существу, поскольку для наземных растений важна не просто поверхность, но определенный объем почвы, кроме того, совершенно необходим определенный объем надземного пространства. Если же учесть, что далее автор уточняет, что «элементарное место» — это геометрический объем с ресурсами (с. 211), то становится ясна нецелесообразность такой замены.

Заканчивая обсуждение терминологических вопросов, хотелось бы отметить, что квалифицированное и гораздо более полное, чем в «Очерках», рассмотрение понятий фитоценологии было сделано не так давно в двух очень хороших монографиях: В. Д. Александровой (1969) и X. X. Трасса (1976).

Глава «Взаимоотношения между видами в растительном сообществе» (в ней обсуждаются также внутривидовые отношения и взаимосвязи растений в общем смысле) крайне трудна для восприятия из-за отрывочности приведенных сведений и весьма своеобразной логики их изложения. Казалось бы, план главы должен быть весьма прост: вначале следует рассмотреть классификацию (-ии) типов взаимоотношений растений, затем показать роль каждого типа и наконец осветить значение конкуренции как важнейшего типа взаимодействий. Василевич строит главу иначе. Сначала следуют нападки на школу В. Н. Сукачева, затем затрагивается вопрос, насколько точно особи могут различать своих соседей, вслед за этим автор напоминает читателю, что важно доказать роль взаимоотношений. Отвлекаясь от этой мысли, он приводит и кратко обсуждает названия различных вариантов конкуренции по трем иностранным работам. После этого критически рассматриваются методы исследований результатов взаимоотношений растений; обращаясь к конкуренции, автор анализирует возможность непосредственного «физического» вытеснения видов. Затем коротко обсуждаются классификации взаимоотношений растений В. Н. Сукачева и Е. М. Лавренко с выражением личной позиции о роли прямых и косвенных отношений; более подробно Василевич характеризует представления В. С. Ипатова. Далее подчеркивается различие силы взаимоотношений между растениями разных ярусов и в пределах яруса. Затем автор вновь, на этот раз надолго, возвращается к методам исследований и обсуждает их. После этого бегло затрагиваются вопросы конкурентоспособности растений. Роль разных типов взаимоотношений не анализируется, зато методам исследований уделено 50 % объема главы, о значении конкуренции в организации ценоза можно узнать только из другой главы, вопросы дифференциации растений также обсуждаются в ином месте. Характерно, что фитоценоз (растительное сообщество) понимается здесь автором традиционным образом.

Отвергая некоторые из положений классической геоботаники, Василевич делает это порой без обсуждения и каких-либо новых фактов. Например, бездоказательно отрицается значимость прямых взаимоотношений, важность которых показана многими учеными, в частности Е. М. Лавренко (1959) в обстоятельнейшей работе, открывающей издание «Полевой геоботаники». В отношении физиологических, механических и биохимических взаимосвязей Василевич ограничивается утверждением, что они «не играют сколько-нибудь заметной роли в растительном сообществе» (с. 184). Я подчеркну лишь роль наименее специфичных и чрезвычайно распространенных механических воздействий — охлестывания и ошмыгивания надземных частей растений. Для деревьев это обычное явление, известное любому лесоводу-практику.

Отрицание Василевичем прямых связей станет более понятно, если вспомнить, что еще в главе о системах он решил, что фитоценотическими, системообразующими являются только связи, приводящие к изменению среды (с. 22—23). Эта посылка ведет к необходимости вступать в явное противоречие с жизнью растений. Автор исключает из системообразующих связей в фитоценозе явление

симбиоза автотрофных растений с другими представителями царства (не говоря уже о грибах), а также физиологические (паразитические) [1] связи, отказывая высшим бесхлорофильным растениям-паразитам в праве входить в состав растительного покрова (с. 23, 27, 183, 184).

В книге последовательно проводится мысль, что наиболее универсальны и имеют огромное значение взаимоотношения растений через изменение среды; в этом мы полностью согласны с Василевичем и его предшественниками — классиками русской геоботаники. Нельзя только считать удачным приведенный в книге пример обратных связей в древостое. На с. 116 автор пишет: «Более высокие растения, затеняя вершины соседних растений, создают им условия для относительно более быстрого роста, что приводит к выравниванию их по высоте». Едва ли автору «Очерков» удастся найти хотя бы один конкретный пример, подтверждающий высказанное им положение. Ошибка его связана с неправильным пониманием природы подгона, обязательное условие которого — незатененная вершина «подгоняемого» дерева и ограниченные возможности его разрастания в стороны (Морозов, 1970 : 305—306).

Весьма упрощенно, вне связи с прямыми взаимоотношениями растений автор рассматривает причины дифференциации растений, полагая при этом, что «процессы дифференциации в спелом древостое прекращаются» (с. 103). Как показывают стационарные наблюдения за динамикой ценопопуляций, этот процесс с возрастом замедляется, но не прекращается. Геоботаники, работающие на стационарах, едва ли разделят точку зрения Василевича о малых возможностях «динамического аспекта» исследований (с. 182), поскольку именно такой подход позволяет изучить результаты взаимодействий растений, превращая их в тот самый «рабочий инструмент», на отсутствие которого сетует автор в начале главы.

Василевич утверждает, что «геоботаническая школа В. Н. Сукачева в течение нескольких десятилетий призывала использовать для разграничения фитоценозов и их классификации характер взаимоотношений между растениями» (с. 180). На самом же деле «характер взаимоотношений» в работах Сукачева никогда не рассматривался как диагностический признак фитоценозов. Для большинства целей фитоценологии обычно используются не характеристики процессов, а их результаты, которые наряду со многими другими факторами определяют состав и строение растительных сообществ, т. е. признаки, лежащие в основе разграничения фитоценозов.

Крайне важны могли бы быть материалы главы о взаимосвязях растительности и среды. Анализ причинно-следственных принципов организации фитоценотических систем в зависимости от условий внешней среды и создаваемой самою растительностью фитосреды — одна из основных задач теоретической фитоценологии, освещения которой следовало ожидать в данной главе. Безусловно, это очень непростая задача. К сожалению, Василевич даже не попытался ее рассмотреть. Многообразие связей «растительность—среда» в главе не отражено, затронуты лишь некоторые стороны проблемы, причем с весьма своеобразным подбором литературы как для критики, так и для утверждения позиций по формальным, чисто статистическим связям. Такой подход также правомерен и важен, но он не раскрывает истинных биологических зависимостей растительности от среды. При желании можно, например, было бы показать наличие тесной статистической связи между поглощением растительными сообществами лунного света и параметрами их строения, продуктивностью и т. п. Но ведь в действительности вовсе не лунный свет определяет строение и продуктивность сообществ! Разумеется, автор рассматривает более реальные связи, а многие цитируемые им сведения представляют несомненный интерес, однако порой об-

---

[1] Лавренко (1959) совершенно справедливо считает паразитические связи в то же время физиологическими.

наруживаются существенные биологические промахи, например утверждение, что растительность Земли повышает в атмосфере содержание углекислого газа (с. 205).

Без выяснения причинно-следственных связей, без использования сведений экспериментальной фитоценологии и экологической физиологии растений, без знания биологии многих видов растений мы не продвинемся сколько-нибудь заметно вперед ни в понимании «соответствия» или «несоответствия» растительности среде (этот вопрос длительно обсуждается в книге), ни в корректной постановке задач дальнейшего поиска взаимосвязей.

Завершая отзыв, нельзя не отметить, что Василевич умело владеет фразой. Язык книги образен, тон изложения решителен — автор всегда уверен в безошибочности пропагандируемых им взглядов. Книга богата литературой (594 наименования) и в этом ее неоспоримое достоинство. Случайных библиографических источников нет — все они имеют значение для выражения точек зрения автора. Достойно сожаления отсутствие весьма важных для теории фитоценологии известных автору книг (Александрова, 1969; Морозов, 1970; Трасс, 1976, и др.). Многие литературные источники получили в книге критическую оценку, что само по себе весьма ценно. Однако присущая автору свобода выражения мысли при этом иногда выходит за границы научной этики, например он пишет, что «авторы этой книги не имеют реальных представлений о размерах фитоценозов, выделяемых геоботаниками» (это он о Н. В. Тимофееве-Ресовском и А. В. Яблокове!) (с. 56) или «В. В. Алехин (1935) писал, что фитоценология имеет объектом изучения сочетания растений со всевозможных точек зрения. Здесь плохо лишь то, что не уточнено, о каких сочетаниях растений идет речь. Букет, гербарий, стог сена также можно назвать сочетаниями растений, но являются ли они предметом геоботаники?» (с. 25). Если же читатель решит сам ознакомиться с работами тех, кто подвергся вышеприведенной «критике», то увидит, что оснований для этого не было.

В книге отсутствуют обязательный предметный указатель и словарь, совершенно необходимые для подобного рода изданий.

Стоит ли подводить итоги? Если да, то они неутешительны: в книге слишком много непродуманных положений, биологических просчетов и противоречий, чтобы считать ее удачной.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Вернадский В. И.* Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. М.: Наука, 1975. 175 с. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1959. Т. 1. С. 13—75. — *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. Избр. тр. М.: Лесн. пром-сть, 1970. Т. 1. С. 27—458. — *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с. — *Тахтаджян А. Л.* Тектология: история и проблемы // Системные исследования 1971. М.: Наука, 1972. С. 200—277. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с. — *Третьяков Н. В.* Закон единства в строении насаждений. М.; Л.: Новая деревня, 1927. 128 с.

В. А. Алексеев.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 1 II 1984.
Повторно 18 V 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.632.2 Бот. журн., т. 74, № 3

Ю. Л. Меницкий. Дубы Азии. — Л.: Наука, 1984. 316 с. Т. 1000. Ц. 8 р. 60 к.

E. Ts. GABRIELIAN. *Yu. L. MENITSKY.* OAKS OF ASIA. 1984

Рецензируемая монография — результат многопланового масштабного исследования. Обширный род *Quercus*, насчитывающий около 500 видов, произрастающих в Северном полушарии, является одним из запутанных и сложных в таксономическом отношении. Этот род, представляя огромный интерес для ботаников, интродукторов и работников лесного хозяйства, издавна привлекал к себе внимание исследователей. Однако несмотря на длительную историю его изучения и широкое распространение дубов, вопросы их систематики и географии все еще далеки от полного решения. Особую трудность представляет исследование систематики восточно- и южноазиатских видов, где в роде имеется наибольшее разнообразие морфологических типов, взаимосвязи которых могут быть установлены только путем тщательного морфологического и географического анализа.

Ознакомившись с предисловием, становится ясно, какой огромнейший гербарный материал использовал автор монографии в процессе своего почти 20-летнего исследования дубов.

1-я глава книги — «Характеристика семейства *Fagaceae* и его таксономическое подразделение» — содержит краткое описание основных систем органов всех его родов с оценкой их эволюционной значимости. На основании критического анализа основных морфологических признаков автором разработана оригинальная схема эволюционных связей входящих в семейство 7 родов. Проанализированы различные гипотезы происхождения плюски — органа, морфологические особенности которого являются основой для таксономического подразделения семейства. Выдвинута оригинальная гипотеза автономности онтогенеза плюски от онтогенеза женского цветка, благодаря которой уточнены взаимоотношения родов в сем. *Fagaceae* и положение родов *Trigonobalanus* и *Quercus*.

Во 2-й и в 3-й главах даны «Морфолого-биологическая характеристика рода *Quercus* L.» и «Краткий критический обзор новейших систем рода *Quercus* L.». В последней главе автор предлагает конспект своей системы дубов Старого Света.

4-я глава — «Систематика и география дубов Азии» — самая трудоемкая, в нее вложен поистине титанический труд. Автором пересмотрено огромнейшее число видов и несметный гербарный материал. В результате ревизии многочисленных евразиатских представителей рода установлено, что в пределах Азии обитают около 140 видов дубов.

Используя ряд новых признаков, автор произвел целый ряд изменений в секционном подразделении и существенно переработал систему рода в целом. Номенклатура внутривидовых таксонов приведена в соответствие с Международным кодексом ботанической номенклатуры; фактически заново разработана система подрода *Cyclobalanoides*, описано 8 секций и 8 подсекций, действительно обнародовано 7 секций, выделенных французским ботаником Э. Камю.

Для практической систематики представляют значительную ценность оригинальные ключи для определения видов азиатских дубов, составление которых требует подвижнического труда, внимания, знания географии обширного материала, в особенности его южной и юго-восточной, труднодоступной для советских ботаников, территории. Не менее важно иметь лингвистическую интуицию при расшифровке и правильном прочтении географических пунктов на этикетках этого региона.

Многие виды дубов были описаны по одному гербарному экземпляру без указания группы родства или с неверным указанием; объединить эти виды в си-

стему, дать каждому его место — трудная и наиболее интересная задача, которая успешно выполнена автором.

Большая работа проведена им по уточнению объема вида и последовательному применению его ко всем таксонам, что сразу становится очевидным по приведенной обширной синонимике. Раздел систематики хорошо иллюстрирован многочисленными оригинальными рисунками, фотографиями аутентиков (многие из которых выделены самим автором в качестве лектотипов) и точечными картами ареалов восточно-азиатских дубов. Все это составлено на основании просмотра огромного числа гербарных образцов и критического анализа литературных данных.

5-я глава книги — «Географическое распространение дубов и их участие в лесных сообществах Азии» — построена на личных наблюдениях автора (для территории СССР) и на литературных данных (для зарубежных районов Азии).

Здесь проведен критический анализ всех доступных автору сведений о распространении дубов, дополненный данными гербарного материала из основных мировых фондов.

В этой главе приводятся краткие климатические и фитоценотические данные для всех районов ареала рода в Юго-Западной, Восточной и Юго-Восточной Азии. На фоне описания основных лесных формаций здесь показана роль дубов в фитоландшафтах всех лесных поясов территории. В теплоумеренных и субтропических областях Азии виды *Quercus* обычно являются эдификаторами лесных сообществ, ввиду чего их ареалы, а также особенности поясного распространения в горных странах могут служить индикаторами границ ботанико-географических областей и даже фитоклиматических зон. Последние в пределах азиатского ареала рода изображены на суперобложке книги.

Украшением исследования является 6-я глава — «Генетические ряды видов и пути эволюции дубов Старого Света». Для выяснения истории рода *Quercus* автор использовал как палеоботанические данные, так и анализ ареалов современных видов. Следует указать, что «ряд» Ю. Л. Меницкий понимает не по Комарову и не использует его как таксономическую категорию; в диссертации он принимает в качестве основной единицы надвидового уровня подсекцию. Это меня особенно радует, поскольку к такому же выводу я пришла еще в 1971 г. при исследовании азиатских видов рода *Sorbus*. Однако здесь следовало бы более четко показать взаимоотношение «генетических» и «комаровских» рядов и их связь с остальными надвидовыми категориями системы рода.

Ввиду недостаточности палеоботанических материалов по странам Восточной и Юго-Восточной Азии для установления места происхождения подродов *Cyclobalanoides* и *Heterobalanus* автор основывается на районах концентрации примитивных форм. Таковыми районами для *Cyclobalanoides* оказываются острова Зондской платформы, а для *Heterobalanus* — страны восточной оконечности Тетиса. Местом происхождения листопадных видов типового подрода автор считает горные муссонные леса Палеотрописа, где встречается ряд примитивных видов, сочетающих признаки современных подсекций, а не районы арктотретичной флоры древнего материка Ангариды. К этому выводу автор пришел, основываясь на анализе тургайских флор, где, по его мнению, даже в палеогене встречаются лишь специализированные формы дубов. Основным путем распространения дубов на запад автор считает горные леса северных окраин Древнего Средиземья. Этот взгляд, соответствующий современным представлениям о распространении многих древесных пород, хорошо обоснован в настоящее время палеоботаническими данными крупного специалиста по ископаемым дубам А. А. Колаковского и нашел признание в теоретических работах А. Л. Тахтаджяна. Автор, однако, не отрицает возможности миграции некоторых видов (например, *Q. robur*) и в составе тургайских флор Северной Азии.

Монография Меницкого содержит ценный обширный фактический материал и представляет серьезную разработку крупной научной проблемы — морфоло-

гии, систематики и эволюции трудного и экономически очень важного рода *Quercus*. Отмечу также, что результаты исследований автора использовались как в международных изданиях (K. H. Rechinger «Flora Iranica», K. Browicz «Chorology of trees and shrubs in South-West Asia»), так и в отечественных («Жизнь растений», «Красная книга СССР», в работах палеоботаников и др.).

Э. Ц. Габриэлян.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 15 VIII 1988.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.8 : 581.48

Бот. журн., т. 74, № 3

Сравнительная анатомия семян / Гл. ред. А. Л. Тахтаджян. Т. 2. Двудольные. *Magnoliidae, Ranunculidae*/ Ред. тома М. Ф. Данилова. — Л.: Наука, 1988. 256 с. 71 ил. Т. 1150. Ц. 4 р. 50 к.

G. E. KAPINOS. (*A REVIEW*). COMPARATIVE ANATOMY OF SEEDS. 2. DICOTYLEDONS. *MAGNOLIIDAE*, *RANUNCULIDAE*

В феврале 1988 г. вышел в свет 2-й том многотомного издания «Сравнительная анатомия семян» — первой на русском языке сводки по анатомии семян, обобщающей мировую литературу и результаты собственных исследований авторов-составителей. Напомним, что от аналогичных зарубежных изданий эта сводка отличается несравненно более полным отражением работ советских морфологов, анатомов и эмбриологов.

Около трех лет ждала научная общественность продолжения этого труда (1-й том — «Однодольные» — был выпущен еще в 1985 г.), и появление очередного тома было встречено с большим интересом.

Рецензируемый том «Сравнительной анатомии семян» посвящен характеристике семян наиболее архаичных групп цветковых растений — *Magnoliidae* и *Ranunculidae*, возникших на заре эволюции покрытосеменных, среди которых встречается немало примитивных типов. Структура и изложение материала выдержаны здесь в стиле, принятом в 1-м томе, — рассматриваемые семейства располагаются по порядкам системы А. Л. Тахтаджяна (1987), анатомические и морфологические признаки описываются по единому плану.

В предисловии отмечается, что при составлении 2-го тома авторы встретились с большими трудностями ввиду недостаточной изученности анатомии семян представителей порядков, включенных в него, а также противоречивости трактовок отдельных структур. В связи с этим авторами были проведены обширные собственные исследования. Полученные в результате этих работ данные позволили заполнить многие пробелы в литературе по анатомии семян. Поэтому описания многих семейств оригинальны, содержат большую новую информацию, имеют монографический характер и, безусловно, являются ценным вкладом в познание анатомии семян покрытосеменных растений. Особенно в этом отношении необходимо отметить представителей порядков *Magnoliales*, *Nymphaeales*, *Ranunculales*, *Nelumbonales* и *Papaverales*.

Второй том «Сравнительной анатомии семян» отлично иллюстрирован. Качество рисунков в большинстве случаев превосходно, но особенно высоко следует оценить оригинальные электронные микрографии, представленные на 14 таблицах-вклейках, характеризующих детали строения семян у представителей 19 семейств.

В начале тома помещен список-расшифровка условных обозначений, принятых в рисунках. Этот список несколько дополнен и расширен по сравнению с аналогичным списком, приведенным в 1-м томе.

Основную часть рецензируемой книги составляют описания важнейших анатомических признаков зрелых семян растений из 57 семейств двудольных, объединенных в 22 порядка. В сжатой форме, но, как правило, с достаточной полнотой, характеризуются структура семенной кожуры, микропилярного и халазального концов семени, особенности перисперма, эндосперма и зародыша. Приводятся также данные по общей морфологии плода, семени, семязачатка и проростка, отмечается тип прорастания. Для односемянных нераскрывающихся плодов даются сведения о структуре околоплодника, образующего главный защитный покров семени.

Каждое описание завершается перечнем исследованных таксонов и списком использованной литературы. В ряде случаев авторы-составители сделали краткие обобщения и проанализировали данные с точки зрения их значения для решения вопросов эволюции и специализации семян, а также уточнения филогенетических взаимоотношений обсуждаемых таксонов. Удачный пример такого обобщения можно найти в описании семян представителей сем. *Papaveraceae*.

Приветствуя это ценное начинание, хотелось бы надеяться на то, что в последующих томах «Сравнительной анатомии семян» эта тенденция будет упрочена и развита. Огромный материал, собранный составителями, дает возможность плотнее приблизиться к рассмотрению общих проблем и принципов эволюции покрытосеменных.

Завершается рецензируемый том подробным списком литературы, включающим 700 источников, и указателем латинских названий растений с обозначением страниц, на которых они встречаются в тексте.

Таким образом, второй том «Сравнительной анатомии семян» является достойным продолжением благородного и очень нужного труда, предпринятого большим коллективом советских ученых. Он несомненно будет полезен как прекрасное справочное пособие для ботаников-морфологов, анатомов, эмбриологов, а также для практиков различного профиля, работающих в области семеноведения, фармакологии и др.

К сожалению, малый тираж второго тома — всего 1150 экземпляров — не удовлетворяет читательский спрос на эту книгу и лишает лиц, не подписавшихся заранее, возможности приобрести ее, так как уже через месяц после выхода в свет она стала библиографической редкостью.

Г. Е. Капинос.

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 4 IV 1988.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063) : 002.01 : 581.9 (47+57)

РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ О ПОДГОТОВКЕ МОНОГРАФИИ «РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СССР» (Сыктывкар, 27 V 1987)

V. Yu. RAZZHIVIN. WORKING CONFERENCE ON THE PREPARATION OF THE MONOGRAPH «VEGETATION OF THE USSR» (SIKTIVKAR, 27 V 1987)

В мае 1987 г. в Сыктывкаре проводилась очередная годичная сессия Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», в рамках которой было организовано рабочее совещание о подготовке монографии «Растительность СССР». Доклады были посвящены преимущественно лесной растительности, которая будет охарактеризована в первых томах монографии. Наряду с этим обсуждались как общие вопросы классификации растительности, так и вопросы, касающиеся непосредственно работы над 20-томной монографией «Растительность СССР».

В. И. Василевич (Ботанический институт АН СССР) открыл совещание докладом «Принципы построения и состояние работы над „Растительностью СССР"». Он подчеркнул, что структура издания должна базироваться на типологическом принципе с тем, чтобы рассмотреть все разнообразие растительных сообществ на территории СССР. Это позволит полнее и глубже выявить черты сходства и различия разных единиц растительности, разработать обоснованную классификационную схему растительности, дать разностороннюю характеристику по возможности всех синтаксонов, встречающихся в СССР. За высшую единицу принят тип растительности, но на сегодняшний день неясно, сколько и каких типов растительности следует выделить. Разработка схемы типов растительности СССР необходима еще и для того, чтобы выявить основные пробелы в исходных материалах и постараться в какой-то мере ликвидировать эти пробелы. Проблематичным остается проведение границ между синтаксонами, в том числе и между типами. Вероятно, этот вопрос следует решать неформально и «индивидуально» в каждом конкретном случае; так, ряд кустарниковых бореальных сообществ, очевидно, нужно будет рассматривать в пределах лесной растительности из-за многих общих черт, сближающих эти типы, а тундровые кустарники — в пределах тундровой растительности.

Едва ли будет возможно во всех случаях довести классификацию до низших единиц, учитывая малую изученность растительности ряда регионов. В настоящее время нужен массовый материал, так как для характеристики единиц ранга ассоциации желательно привлекать 30—50 описаний (по крайней мере не менее 10). Остро встает проблема соавторства при описании синтаксонов с широким ареалом. Ситуация такова, что у трех геоботаников три точки зрения на классификацию и взаимоувязка взглядов трудна. Чрезмерная же регламентация подходов и принципов может привести к потере «изюминки» при характеристике синтаксонов. Целесообразно в таких случаях стараться избежать соавторства при написании отдельных разделов и стремиться привлечь все имеющиеся в литературе сведения, а также рукописные данные (отчеты и геоботанические описания). Нужно стремиться к сохранению преемственности в тех случаях, когда существует более или менее общепринятая схема классификации, и к достижению компромисса между логичностью и обоснованностью классификации и сохранением прочно установившихся в литературе синтаксонов. Следует избегать выделения большого числа мелких формаций и ассоциаций, делающих классификацию непригодной для любого использования, и стремиться выделять на любом уровне возможно более крупные

синтаксоны. Иллюстрируя этот подход, Василевич показал, что все разнообразие ельников европейской части СССР можно привести к более или менее ограниченному числу единиц — около 20 ассоциаций.

Говоря о состоянии работы на сегодняшний день, докладчик отметил, что, хотя для всех лесных формаций подобран авторский коллектив, а для 1-го тома подготовлена уже примерно четверть рукописей, тем не менее остается много проблем по монографии в целом: существенны различия между авторами в подходе к выделению ассоциаций, что хоть и не жестко, но регламентировано в предложенной авторам инструкции, не закончена разработка классификационной схемы луговой растительности, значительны пробелы в исходных материалах и т. д.

Василевичу были заданы многочисленные вопросы как научного, так и организационного плана, на которых мы остановимся ниже.

В следующем докладе **А. Г. Крылов** (Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР) подвел итоги работы по «Классификации сибирских кедровых лесов» для монографии. Он подчеркнул, что проведенная работа позволила оценить диагностические признаки на разных синтаксономических уровнях. По признакам эколого-структурной формы сообщества в пределах формации выделены классы ассоциаций черневых, таежных, субальпийских, подгольцовых, травяноболотных и моховоболотных кедровников. По эколого-географическим особенностям, определяющим состав субэдификаторов, сезонный ритм жизнедеятельности сообществ, характер возобновительного процесса, продуктивность и сбалансированность обмена в системе почва—фитоценоз выделены подклассы ассоциаций. Состав доминант в синузиях подлеска и напочвенного покрова, общий флористический состав выступают как индикаторы эдафических условий и как показатели путей и этапов ценогенеза; по этим признакам выделены ассоциации и их группы.

В ответах на вопросы Крылов отметил, что проблема разграничения кедровников и ельников была решена довольно просто, поскольку кедровники с примесью ели хорошо очерчены экологически, встречаясь в олиготрофных условиях. Докладчик подчеркнул далее, что европейские кедровники, также вошедшие в обработку, но на основе литературных данных, существенно отличаются от сибирских и занимают иные ландшафтные позиции в связи с доминированием в европейской части СССР ельников.

Доклад **Ю. Р. Шеляг-Сосонко** (Институт ботаники АН УССР) «Классификация широколиственных лесов Русской равнины» был посвящен в большей степени проблемам, возникшим во время работы. К настоящему времени в литературе описано 26 формаций и около 700 ассоциаций широколиственных лесов. Около 40 % ассоциаций докладчик свел в синонимы. Отмечалось также, что инструкция, предложенная Василевичем для авторов монографии, не дает жестких рамок для выделения синтаксонов того или иного уровня и желательно жестче регламентировать принципы выделения синтаксонов. Остро встала проблема полидоминантных формаций. При равной роли содоминантов Шеляг-Сосонко считает необходимым выделять новую формацию. Василевич в прениях подчеркнул, что если основываться на комбинаторике содоминирующих видов, не учитывая экологической замещаемости доминантов и не обращая внимания на то, приводит ли изменение соотношения содоминантов к изменению других признаков сообщества, то мы придем к созданию необозримой классификации с огромным числом формаций и ассоциаций. Ассоциации разных формаций, выделенных только на основании соотношения содоминирующих видов, будут весьма сходны, что, вероятно, и имеет место в классификации Шеляг-Сосонко, хотя широколиственные леса представляются довольно однообразными.

Многие вопросы, адресованные Василевичу, в той или иной степени касались регламентации принципов выделения синтаксонов разного уровня. Василевич считает жесткую регламентацию нецелесообразной, поскольку монография призвана охватить по возможности все разнообразие растительных сообществ на территории СССР, а принципы и подходы в разных типах растительности и синтаксонах более низкого ранга должны определяться характером самой растительности, и, наконец, жесткая регламентация при существующем множестве точек зрения геоботаников на классификацию могла бы привести к тому, что даже автор не стал бы пользоваться своей собственной «зарегламентированной» работой.

Резюмируя ответы Василевича на вопросы по поводу структуры изложения материала, отметим, что была подчеркнута желательность доведения классификации до низших уровней, насколько это позволят исходные материалы и литературные данные, с одной стороны, и объем рукописи, выделяемый для того или иного синтаксона, — с другой. Было подчеркнуто, что при характеристике синтаксона целесообразно приводить только те характеристики сообществ и условий среды, которые дают представление о специфических чертах, отличающих его от других.

Отвечая на вопрос о возможности использования «Кодекса фитосоциологической номенклатуры», Василевич сказал, что им, вероятно, не следует пользоваться, поскольку в этом кодексе много формализма из-за автоматического перенесения принципов «Кодекса ботанической номенклатуры» — цитация авторов при названии синтаксона, что приводит к стремительному росту числа синтаксонов, так как каждый автор стремится оставить свой след в синтаксономии; выделение типового описания; требование опубликования десяти описаний при обнародовании ассоциации и т. д.

Касаясь организационных вопросов, Василевич сказал, что общая редколлегия издания уже сформирована и ее состав будет опубликован в ближайшее время, сложился коллектив авторов по лесной растительности. Отвечая на предложение о создании комиссий для разработки классификационных схем основных типов растительности, он ответил, что в таком случае работа растянется на необозримое время. В ближайшее время планируется провести совещание, чтобы наметить высшие единицы растительности, что позволит в дальнейшем вести параллельно работу по разным томам и в какой-то мере восполнить пробелы в исходных данных.

Многие из выступавших подчеркивали необходимость опубликования и обсуждения инструкции для авторов монографии «Растительность СССР».

Рабочее совещание показало значительные расхождения геоботаников по многим принципиальным вопросам классификации растительности и, как ни странно, желание более жесткой регламентации в монографии принципов и подходов при классификации. Вопросы, затронутые на совещании, несомненно привлекают большой интерес геоботаников.

В. Ю. Разживин.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 17 XII 1987.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

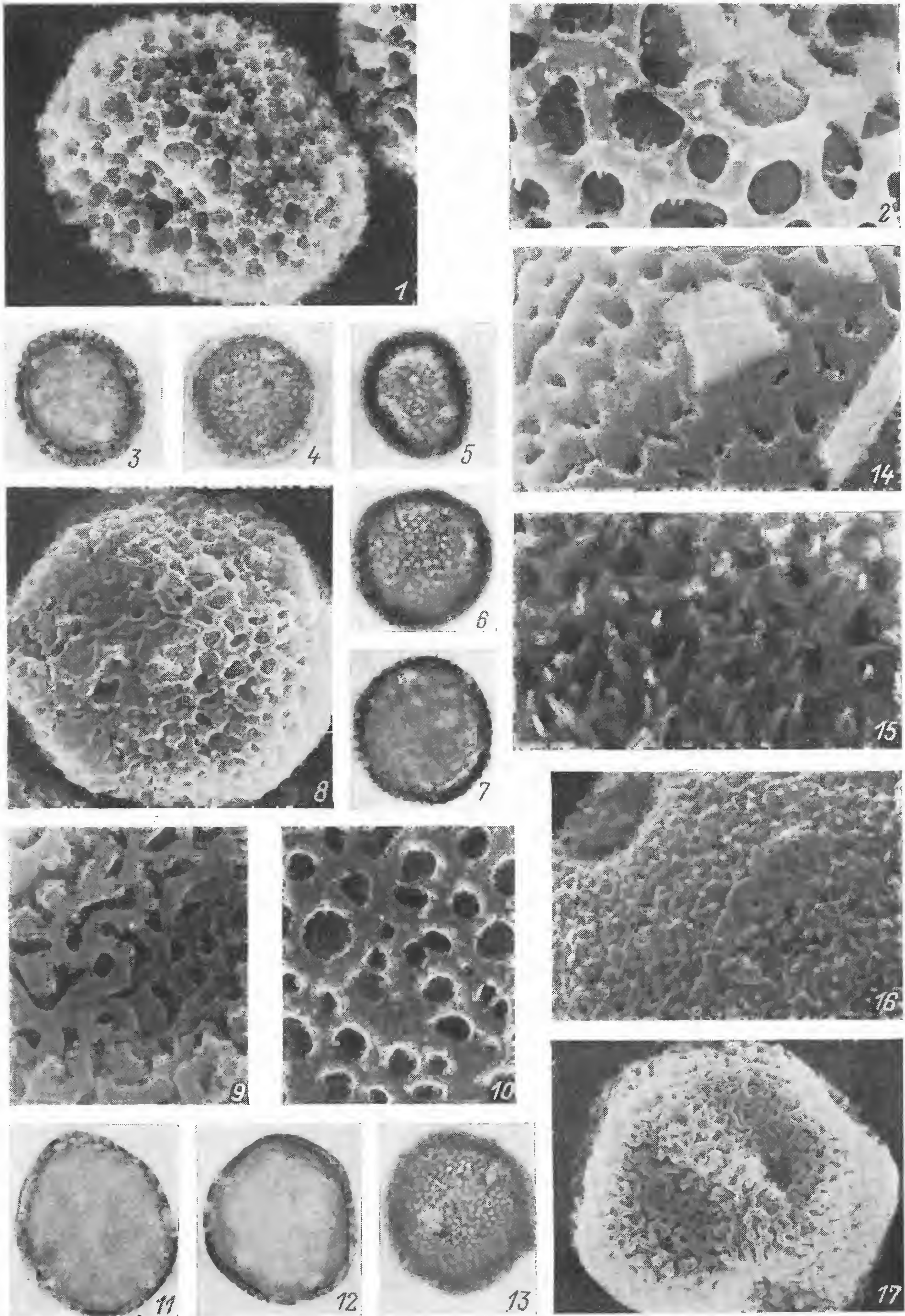


Таблица I. Пыльцевые зерна видов рода *Anthurium*.

1, 2 — *A. bakeri*; *1* — общий вид, ×2500; *2* — сетчатая скульптура с шипиками на стенках ячей, ×6200, СЭМ. *3—5* — *A. scandens*; *3, 4* — вид с полюса, дистальная сторона, *5* — вид с экватора, ×1000, СМ. *6* — *A. crassinervium*, вид с полюса, проксимальная сторона, ×1000, СМ. *7* — *A. scherzerianum*, вид с полюса, ×1000, СМ. *8* — *A. leuconeurum*, общий вид, скульптура сетчатая, ×3000, СЭМ. *9, 17* — *A. martianum*; *9* — сетчатая скульптура, ячеи извилистые, ×7500; *17* — общий вид, ×2500, СЭМ. *10* — *A. elegans*, сетчатая скульптура, ячеи с округлыми просветами, ×11 000, СЭМ. *11* — *A. macrolobium*, вид с экватора, ×1000, СМ. *12, 13* — *A. araliaefolium*, вид с полюса, дистальная сторона, ×1000, СМ. *14* — *A. podophyllym*, сетчатая скульптура, ячеи с широкими стенками, небольшими просветами, ×7500, СЭМ. *15* — *A. gracile*, скульптура сетчатая с ворсинковидными шипами, ×7500, СЭМ. *16* — *A. pedato-radiatum*, сетчато-складчатая скульптура с шипами, ×7500, СЭМ.

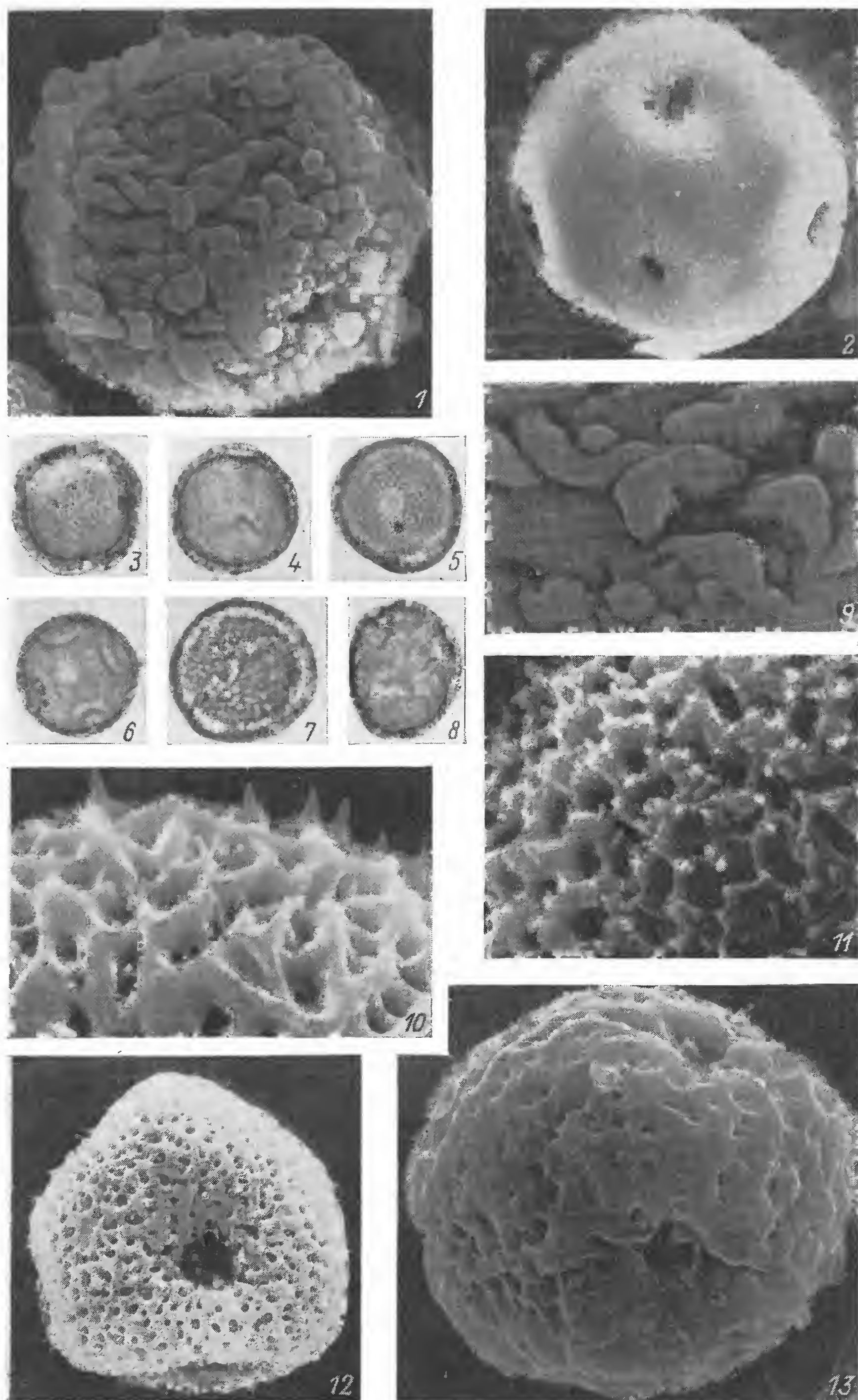


Таблица II. Пыльцевые зерна видов рода *Anthurium*.

1, 9 — *A. hybridum*, бугорчатая скульптура; *1* — ×2000, *9* — ×7500, СЭМ. *2* — *A. digitatum*, поверхность экзины гладкая, ×2250, СЭМ. *3* — *A. inconspicuum*, вид с полюса, ×1000, СМ. *4, 5* — *A. elegans*; *4* — вид с полюса, *5* — в центре дистальной полусферы пора, ×1000, СМ. *6* — *A. magnificum*, пыльцевое зерно неацетолизированное, видны подапертурные утолщения, ×1000, СМ. *7, 8* — *A. longifolium*; *7* — вид с полюса, *8* — вид с экватора, ×1000, СМ. *10, 12* — *A. scandens*, сетчатая экзина, шипы на стенках ячей крупные, с оттянутой верхушкой; *10* — ×7500, *12* — ×2200, СЭМ. *11* — *A. wildenowii*, поверхность сетчатая, на стенках ячей мелкие частые шипики, ×11 000, СЭМ. *13* — *A. crystallinum*, экзина сетчато-бугорчатая, ×3400, СЭМ.

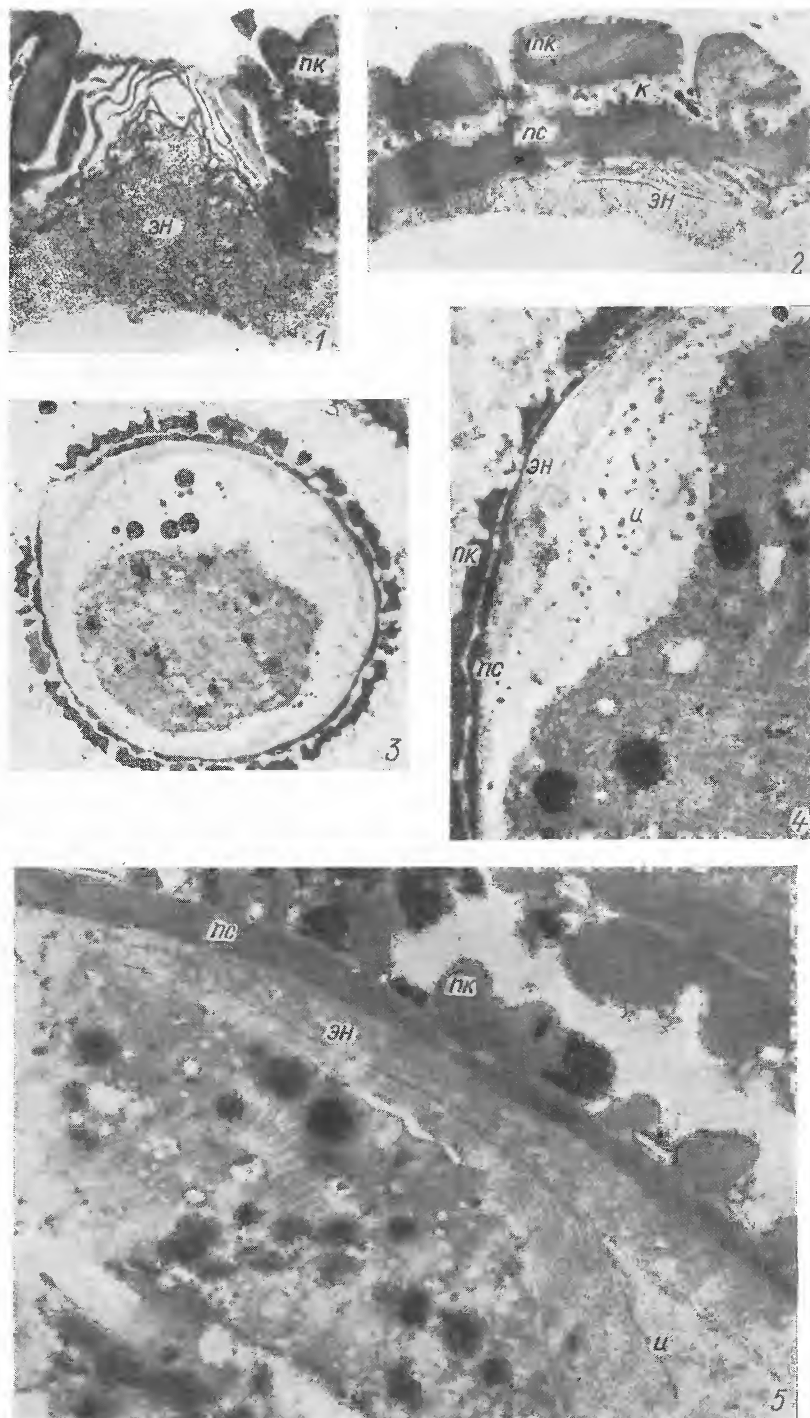
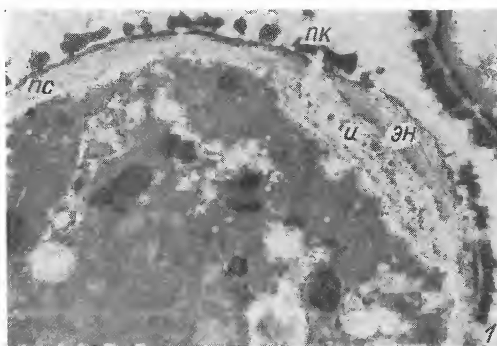
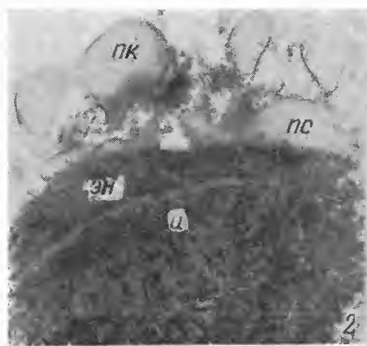
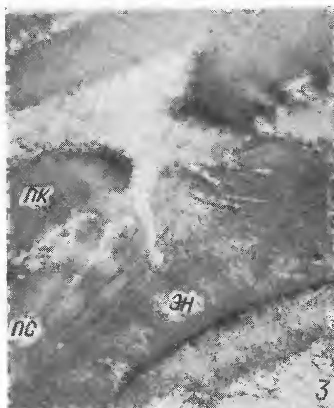


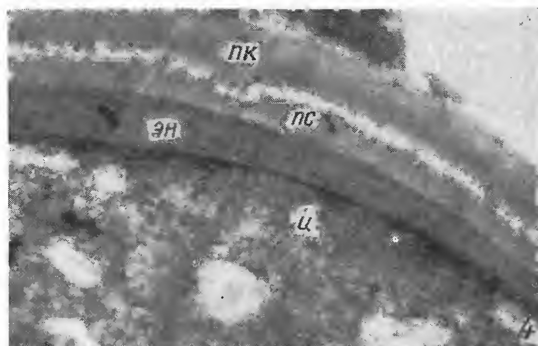
Таблица III. Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен видов рода *Anthurium*.

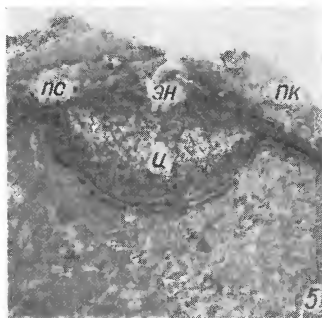
1, *2* — *A. magnificum*; *1* — ацетолизированное зерно, срез через апертуру, видны ламеллы, а под ними мощный мелкогранулярный слой, ×13 200; *2* — предапертурный район, ×10 200. *3*, *4* — *A. pedato-radiatum*; *3* — общий вид, видна апертура, на поверхности тектума шипы, ×3650; *4* — район апертуры, видны мощная эндэкзина и интина, ×10 200. *5* — *A. scherzerianum*, предапертурный район, видна двухслойная интина в области апертуры, ×19 000. *пк* — покров, *пс* — подстилающий слой, *эн* — эндэкзина, *и* — интина, *к* — колумеллы.

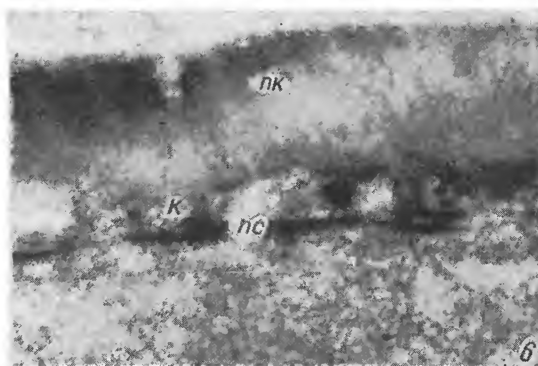

пк
пс
ц
эн
1


пк
пс
эн
ц
2

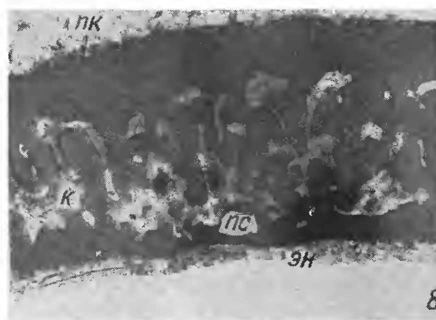

пк
пс
эн
3


пк
эн
пс
ц
4

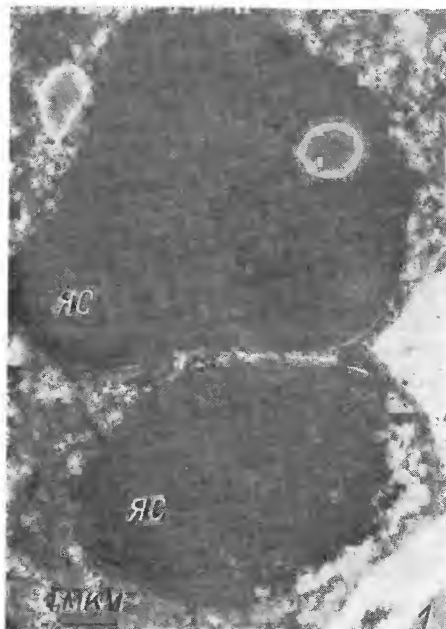

пс
эн
пк
ц
5

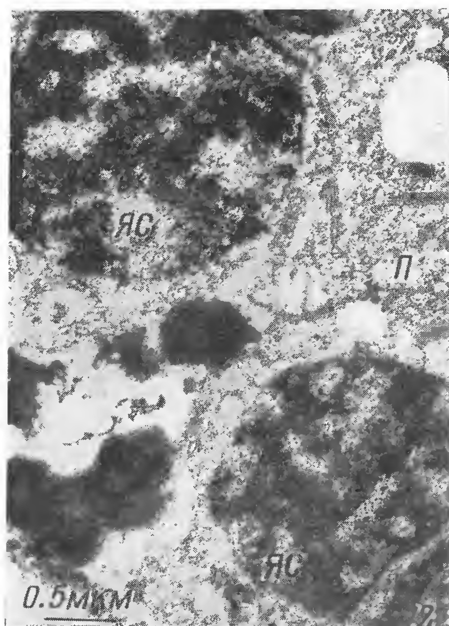

пк
к
пс
6


7


пк
к
пс
эн
8

→





→

Спермии *Calanthe vestita* (*1*) в дегенерировавшей синергиде (хорошо различимы только ядра спермиев), ×7700; ядра спермиев *Nicotiana rustica* (*2*) в зиготе и первичной клетке эндосперма, ×15 300.

яс — ядро спермия, *п* — плазмалемма.

←

Таблица IV. Ультраструктура оболочки пыльцевых зерен родов *Anthurium*, *Acorus*, *Zamioculcas*.

1, *2* — *A. pedato-radiatum*; *1* — срез через апертуру, ×4700; *2* — *A. podophyllum*, межапертурный район, ×9000. *3*—*5* — *A. digitatum*; *3* — срез через апертуру, под подстилающим слоем видна пачка параллельных ламелл, верхние мощные, иногда дихотомически ветвящиеся, нижние тонкие, ×15 700; *4* — срез через экзину, ×12 000; *5* — общий вид апертуры на срезе, ×4700. *6* — *Acorus calamus*, срез через стенку пыльцевого зерна, виден толстый покров, колумеллятный и подстилающий слои тонкие, ×30 000. *7* — *A. magnificum*, общий вид ацетолизированного пыльцевого зерна на срезе, ×4700. *8* — *Zamioculcas zamifolia*, виден четкий покров и подстилающий слои, колумеллы тонкие длинные, образуют анастомозы, ×9200. Обозначения те же, что на табл. III.

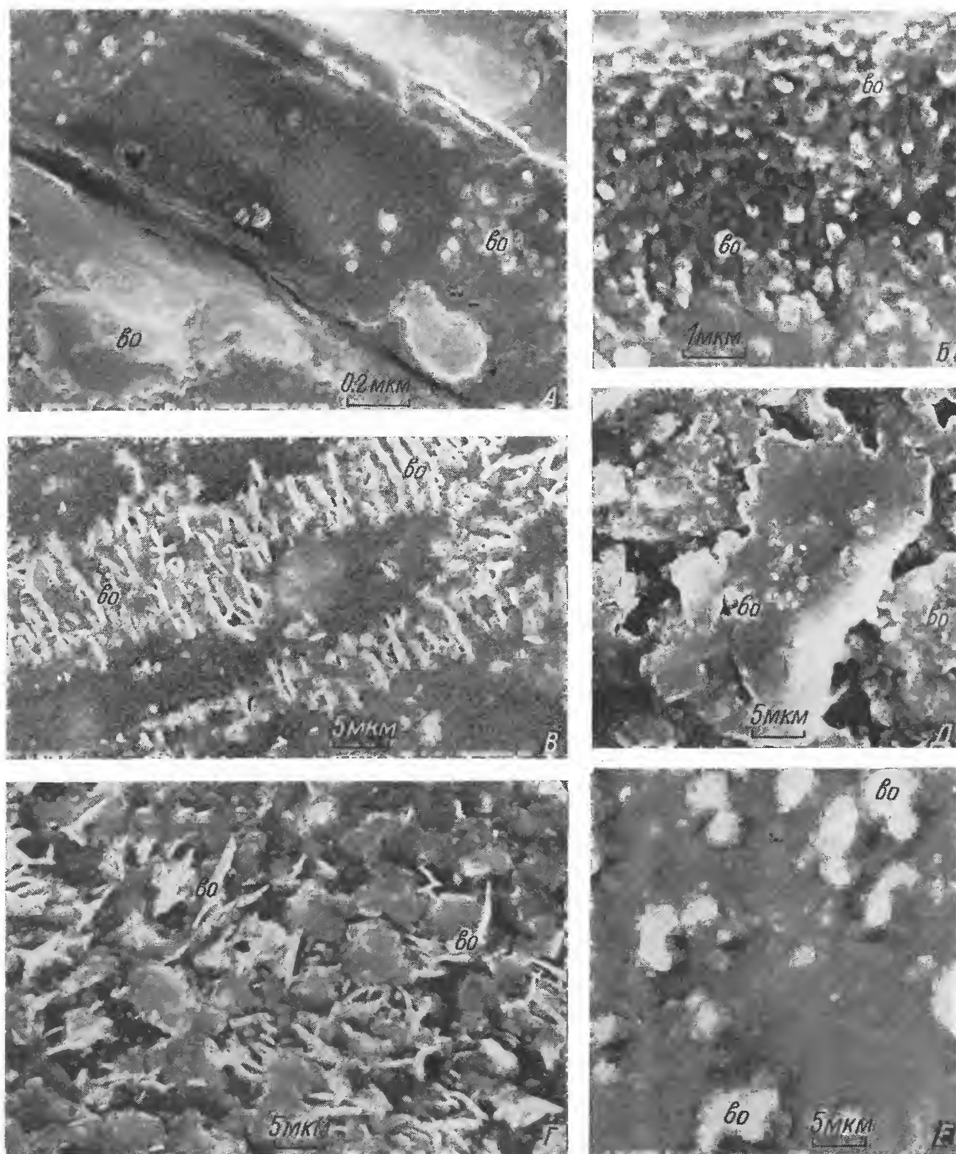
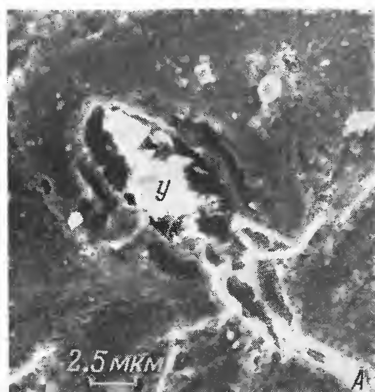


Таблица I. Поверхность плода яблони.

А — сорт Боровинка; *Б*, *В* — сорт Мелба; *Г* — сорт Ренет ландсбергский; *Д* — сорт Делишес; *Е* — сорт Ренет Симиренко; *во* — восковые отложения.





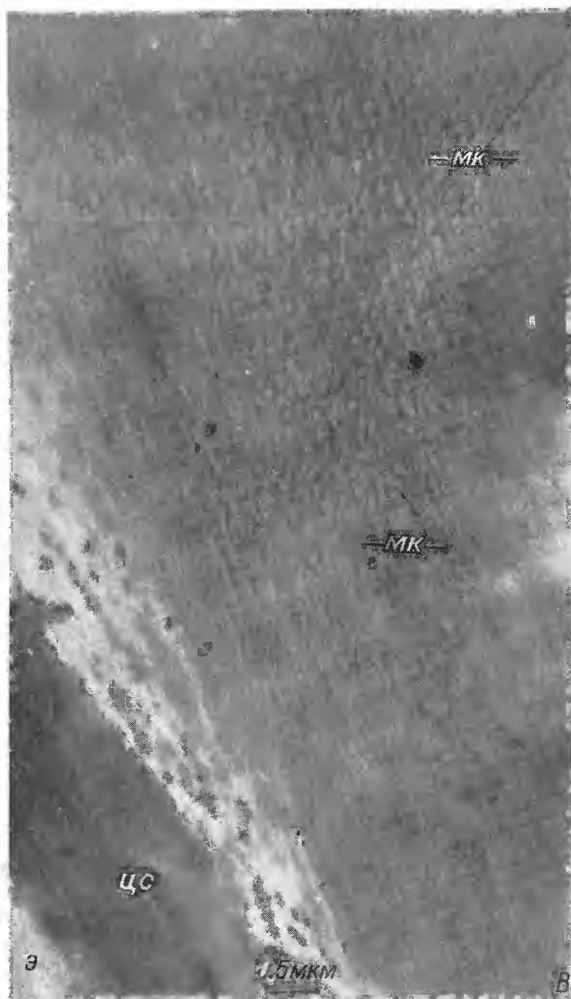


Таблица II. Кутикула и устьице эпидермальных клеток плода яблони.

А — устьице, сорт Ренет Симиренко; *Б* — сорт Делишес; *В* — сорт Ренет ландсбергский; *у* — устьице; *э* — эпидерма; *мк* — микроканальцы; *нс* — наружная стенка; *цс* — целлюлозный слой; *к* — кутикула; *во* — восковые отложения.

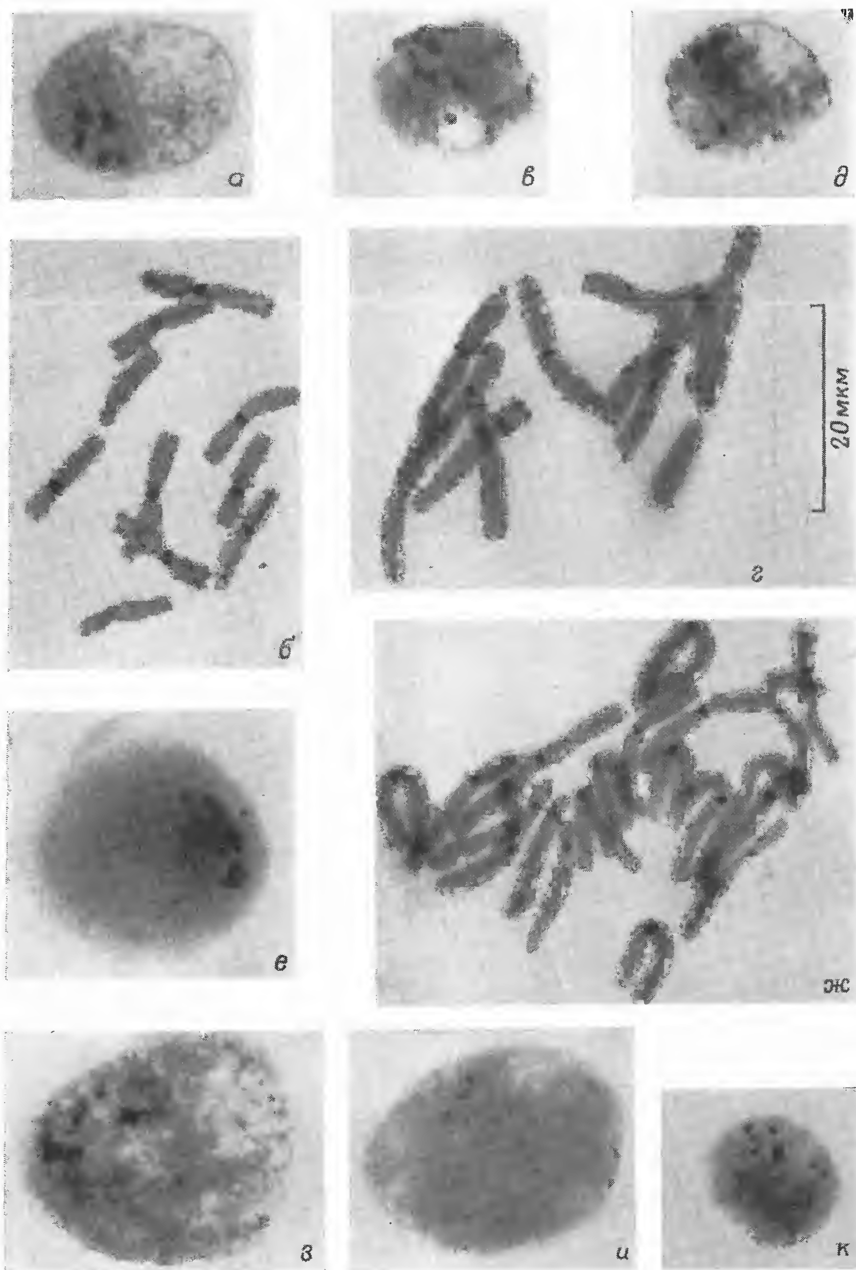


Таблица. Метафазные пластинки и интерфазные ядра при окраске по Гимза у кавказских видов рода *Paeonia*.

а, б — *P. tenuifolia*, *в, г* — *P. caucasica* из Сагурамо, *д* — *P. caucasica* из Даба, *е, ж* — *P. wittmanniana*, *з* — *P. macrophylla* из Сванетии, *и* — *P. tomentosa*, *к* — *P. lagodechiana*.

1 р. 90 к.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136. Ботанический журнал. 1989. Т. 74. № 3. 281—456.